ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 78

4

АПРЕЛЬ



„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГ
1993

УДК 581.55
© 1993

Я. Баркман

НОВОЕ В ИЗУЧЕНИИ ГОМОГЕННОСТИ И МИНИМУМ-АРЕАЛА В ФИТОЦЕНОЛОГИИ

Ya. BARKMAN. NEW DEVELOPMENT IN THE RESEARCH ON HOMOGENEITY AND MINIMUM AREAS IN PHYTOCOENOLOGY

Обсуждается понятие гомогенности растительности, при этом различаются 4 ее типа — гомогенность пробных площадок, фитоценозов, таблиц описаний и типов растительных сообществ (ценонов). Для двух последних понятий предлагается использовать термин «гомотонность». Основной объект обсуждения — концепция минимум-ареала; различаются методологический (ММА) и биологический (БМА) минимум-ареалы, относящиеся соответственно к пробным площадям и к фитоценозам. Методологический минимум-ареал может быть разделен на качественный и количественный. Их размеры определяются числом видов, размером растений, степенью их агрегированности. Предложен новый метод определения ММА. Различаются 3 типа биологического минимум-ареала — пространственный, устойчивости и восстановительный. Фитоценоз, имеющий площадь пространственного минимума, представляет собой фрагмент полностью развитого сообщества; фитоценоз, занимающий площадь минимума устойчивости, — это полный и нормально развитый фитоценоз, но не способный к самоподдержанию, если поблизости нет сообществ того же типа. Восстановительный минимум равен минимуму устойчивости плюс буферная зона. Ширина буферной зоны зависит от радиуса действия и интенсивности чуждых сил, степени сопротивляемости самого фитоценоза. Обсуждаются методы определения БМА.

1. Введение. Биологический и методологический минимум-ареалы

Если считать, что растительный покров непрерывен, то идея минимум-ареала не имеет смысла. Однако как в скандинавской, так и во франко-швейцарской школах фитоценологии растительность воспринимается как более или менее дискретное явление, слагаемое из относительно гомогенных конкретных растительных сообществ (фитоценозов), разделенных узкими гетерогенными переходными зонами. Конкретные фитоценозы, даже относящиеся к одному и тому же типу (ценону или синтаксону), широко варьируют по размеру. Отсюда возникают два вопроса: насколько большим должен быть фитоценоз, чтобы быть достаточно развитым; насколько большой (в достаточно большом фитоценозе) должна быть пробная площадь при описании, чтобы дать полную или по крайней мере репрезентативную адекватную картину фитоценоза?

Ответ на первый вопрос относится к понятию биологического минимум-ареала (БМА), на второй — к понятию методологического минимум-ареала (ММА). Эти понятия ни в коей мере не идентичны: в большом лесном массиве (в Европе) площадка 200 или 400 м^2 может дать верное представление о его флористическом составе, в то время как изолированный участок леса того же размера, расположенный среди полей и пашен, будет представлять собой фрагмент растительности, не типичной для леса. Насколько мне известно, до того, как об этой проблеме не очень определенно высказался E. Meijer Drees (1951), она в литературе не обсуждалась. Но и эта публикация не привлекла особого внимания, и по сути

дела только после создания «островной» теории (MacArthur, Wilson, 1967) началось изучение биологического минимум-ареала, хотя и с иными, чем у Meijer Drees, целями.

2. Гомогенность и гетерогенность

Как БМА, так и ММА относятся к фитоценозу, поэтому вначале следует дать его определение. Фитоценоз есть конкретный участок растительности, флористические различия внутри которого значительно меньше, чем флористические различия с окружающей растительностью. У этого определения есть, однако, недостатки. В некоторых случаях фитоценоз, например мокрый косимый луг, граничит с флористически сходными фитоценозами, например влажными косимыми лугами, большими пастбищами или сырыми пустошами; в других случаях он граничит с резко различающимися сообществами, такими как озеро или лес, или кукурузное поле. Поскольку внутренние различия сравниваются с внешними, окружающие сообщества будут в значительной степени определять требуемый минимум внутренней гомогенности. Другими словами, критерий для выделения фитоценоза будет определяться факторами, не имеющими ничего общего с самим фитоценозом. Было бы намного лучше иметь абсолютный критерий для минимальной степени гомогенности фитоценоза или, скорее, для максимальной гетерогенности, поскольку абсолютно гомогенных сообществ не существует.

Большинство недоразумений возникает потому, что по существу мы имеем дело с 4 разными типами гетерогенности (Barkman, 1968), что не всегда осознается. Речь может идти о следующих типах: 1) пробной площади, 2) фитоценозах, 3) фитоценотических таблицах, 4) ценонах; 1-й и 3-й типы относятся к вопросам методологии, 2-й и 4-й имеют биологический смысл. Даже когда фитоценозы достаточно гомогенны, всегда можно выбрать гетерогенную площадку, например включающую в себя части 2 соседних фитоценозов. Ценон может быть гомогенным, но таблица, которая может содержать фрагменты ценона или переходные участки, или даже описания другого ценона, будет неоднородной. Может быть и такая ситуация: некоторые ассоциации представлены весьма неоднородными (пятнистыми или мозаичными) сообществами, но все эти сообщества очень сходны между собой, т. е. существуют большая пространственная неоднородность фитоценоза и высокая гомогенность ценона как типа (например, Cryphaeetum arboreae; Barkman, 1958). Можно наблюдать и противоположное явление (например, в Sphagno-Rhynchosporetum albae). J. Barkman (1958) определил 2-й тип гомогенности (соответственно и гетерогенности) как интенсивный, а 4-й как экстенсивный, но позднее стало принято употреблять старые термины: гомогенность и гетерогенность — для фитоценозов, а гомотонность и гетеротонность (предложенные R. Nordhagen (1943)) — для ценонов. В данной статье речь будет идти только о гетерогенности фитоценозов.

В идеально гомогенном фитоценозе все особи каждого вида должны быть распределены либо недостаточно случайно (underdisperse), либо нормально случайно (normal disperse). Это может наблюдаться только в тех случаях, если: 1) среда абсолютно однородна, 2) варьирование среды носит случайный характер, 3) варьируют только те факторы, которые не влияют на растительность (например, уровень грунтовых вод, глубина которых может изменяться от 10 до 20 м). Однако вполне возможно, что такие условия местообитания в пространственном масштабе фитоценозов отсутствуют.

Определенная абиотическая неоднородность существует всегда. Но даже и без этой первичной неоднородности растительность может быть негомогенной, потому что многие виды растений разрастаются вегетативно или их семена являются автохорами, барохорами или синаптоспермными, что служит причиной кластерного (кучного) распределения (overdispersion). Конечно, можно рас-

сматривать подобные скопления растений как элементарные единицы растительности в пределах сообщества, которые в свою очередь могут быть распределены равномерно. Но такой подход не применим к эпифитам, паразитам и симбионтам видов, образующих скопления. Поэтому явление кластерного распределения было предложено называть первичной биотической гетерогенностью (Barkman, 1968). Более того, растения изменяют среду затенением, накоплением подстилки и аллелопатическим влиянием. В результате абиотическая среда становится неоднородной, и многие виды (в том числе связанные с видами, образующими скопления) имеют в изначально гомогенной среде гетерогенное распределение. Это явление было названо вторичной абиотической гетерогенностью (Barkman, 1968).

Какие характер и степень гомогенности допускаются для фитоценозов в школе Браун-Бланке? В отличие от школы Дю Рие, где любой участок с локальным доминированием какого-либо вида выделяется в отдельную социацию, во франко-швейцарской школе мозаика локальных доминантов воспринимается как гомогенный покров (принадлежащий одному и тому же фитоценозу), если удовлетворяются три следующих требования: 1) скопления появляются в результате очевидного вегетативного разрастания (клоны) или компактного распределения семян; 2) среда (рельеф, тип почвы, влажность почвы, условия освещения, влияние человека и животных) по крайней мере визуально одинакова в скоплениях разных видов; 3) локальное доминирование видов не связано с качественными различиями наборов остальных видов. В сомнительных случаях флористическая однородность другого яруса (обычно доминантного) может быть дополнительным, хотя и вторичным аргументом. Среди приведенных аргументов третий — самый важный и решающий, поскольку в основе системы Браун-Бланке лежит флористический принцип.

Таким образом, в одном описании (точнее, в одном фитоценозе) Querco-Carpinetum могут содержаться чистые колонии *Lamium galeobdolon, Vinca minor, Anemone nemorosa, Asperula odorata, Mercurialis perennis* и др., но заросли *Empetrum nigrum* и *Calluna vulgaris* на очень сухих пустошах будут рассматриваться как самостоятельные фитоценозы, потому что состав их приземных ярусов различен (вторичная абиотическая гетерогенность). Гряды и мочажины в болотах обычно анализируются раздельно, поскольку причиной их образования является доминирование разных видов *Sphagnum*, а это приводит к качественным различиям в травяно-кустарничковом ярусе и к разному режиму влажности. На лугу и в лесу маленькие (даже подземные) водотоки, валуны, муравейники, тропы оленей, норы кроликов исключаются из описания и исследуются отдельно, если их растительность отличается от окружающей. Таким образом, можно заключить, что в школе Браун-Бланке для фитоценоза допускается наличие биотической гетерогенности и лишь в очень небольшой степени — первичной или вторичной абиотической.

Однако за последние 30 лет требования к гомогенности сильно возросли и в этой школе. Был предложен ряд новых представлений о фитоценозе (например, сообщества типа «мантии», «шва» и «передника»). В водоемах плавающие сообщества класса Lemnetea отделяют как в анализе, так и в синтезе от сообществ прикрепленных растений; то же происходит и с классом Utricularietea. Это относится и к таким сообществам, как летние и зимние ассоциации сорняков на пашне (см.: Barkman, 1968, 1973). Такой подход привел к «атомизации» фитоценозов и синтаксонов, что потребовало какой-то реакции. Были предложены два решения.

Французские и немецкие исследователи (например, R. Genu, R. Tüxen, A. Williams) представили то, что они назвали новой ветвью фитоценологии, а именно синсоциологию, или сигмасоциологию. Микроассоциации сначала объединяются в мелкие ландшафтные единицы — сигмаассоциации, затем в более крупные — геосигметы. Для каждого из двух уровней организации растительности

предложена иерархия абстрактных единиц: для сигмаассоциаций, например, — сигмасоюзы, сигмапорядки и т. д. Другие исследователи — K. Höffler (Австрия), B. Zolomi (Венгрия) и J. Barkman (Нидерланды) призвали вернуться к фитоценозам большего размера и не делить их на самостоятельные ярусы, жизненные формы, аспекты, прикрепленные и плавающие группировки, а рассматривать все эти элементы как интегральные части одного биоценоза. При таком подходе растительное сообщество должно включать в себя и эпифитные, и эпиксильные синузии. Поскольку животные также формируют интегральную часть экосистемы, в единый фитоценоз объединяются и такие включения, как микрогруппировки муравейников, оленьих троп, нор лисиц, кроликов, барсуков. Исключаются лишь такие чуждые абиотические элементы, как скалы и ручьи в лесу. Однако при анализе фитоценоза рекомендуется выделять перечисленные выше абиотические элементы и объединять их лишь на конечной стадии общего описания фитоценоза. Например, для эпиксильных сообществ рекомендуется определять процент покрытия гниющей древесины на пробной площади и оценивать покрытие всех эпиксильных мхов, папоротников и сосудистых растений по отношению как ко всей площади сообщества, так и к площади их специфического субстрата.

Все эти соображения представляют интерес и для обсуждения проблемы минимум-ареала, поскольку кривые зависимости вид—площадь анализируются только в пределах того, что считается единым фитоценозом; любое исключение микроусловий из фитоценоза будет влиять на характер такой кривой.

3. Методологический минимум-ареал

3.1. Введение. Методологический минимум-ареал может быть разделен на качественный и количественный (Meijer Drees, 1954). Авторы большинства публикаций и дискуссий касались проблемы качественного минимум-ареала (хотя об этом и не говорилось прямо), т. е. речь шла о таком размере площади, при увеличении которого число видов более не возрастает или же возрастает очень незначительно в пределах одного и того же фитоценоза. Meijer Drees (1954) предложил концепцию количественного минимум-ареала для чисто практических лесоводческих целей. Это площадь, на которой все деревья достигают таких размеров, что их можно использовать для лесной таксации. По его мнению, этот количественный ММА по крайней мере в 4 раза больше качественного. Можно изменить и генерализовать это определение следующим образом. ММА — это такая площадь, увеличение которой не ведет к существенным изменениям количественных соотношений всех видов. W. Beeftink (личное сообщение) предложил ограничивать ММА там, где величина обилия—покрытия (по объединенной шкале Браун-Бланке) больше не меняется.

Лишь немногие авторы анализировали количественный минимум-ареал. P. Dietvorst с соавт. (1982) сравнивали количественный и качественный минимум-ареалы и не нашли различий в их размерах. Конечно, количественный ММА лучше подходит для определения величины пробной площади, чем качественный, но, поскольку данных по количественному ММА очень мало, в этой работе речь пойдет только о качественном ММА.

Понятие минимальной площади, специально применяемое к растительным сообществам, есть особый случай минимального объема. Имеются в виду планктонные сообщества, эпифитные сообщества в тропическом дождевом лесу, сообщества почвенных организмов и др. Для описания сообщества грибов, кроме определенной площади, необходимо также минимальное время наблюдений. Например, в дубовых лесах северной части Нидерландов 90% видов макромицетов было обнаружено на площади 4000 м^2 при учетах 3 раза в год в течение 3 лет. Столько же видов грибов было обнаружено на площади 1000 м^2 при учетах 3 раза в год в течение 5 лет. Поэтому при изучении сообществ грибов нужно использовать минимальную единицу «площадь—время». Однако имеются пределы

надежности этой единицы: единичный учет никогда не бывает достаточным; не дадут хороших результатов и долговременные исследования на площади 1 м^2. При длительных наблюдениях появляется опасность, что за это время может начаться сукцессия. Предполагается, что для сообществ сосудистых растений достаточно иметь одно или (в случае явно выраженной сезонной аспективности) два-три описания в год. Однако при наблюдениях за постоянными площадками в фитоценозах, где нет признаков сукцессионных процессов, часто обнаруживаются такие огромные флуктуации флористического состава, происходящие из года в год, что общее правило должно иногда подвергаться ревизии.

3.2. История возникновения концепции и определения. Изучение качественного минимум-ареала было вначале проведено в Швеции (G. E. Du Rietz, O. Arrhenius, H. Kylin, L. Romell и др.) и в Советском Союзе (Л. Раменский, Т. Фрей и др.), а затем исследователями франко-швейцарской школы. Одно из первых определений было дано Du Rietz (1921): минимум-ареал — это площадь, на которой присутствуют все константные виды. В данном контексте подразумевалось, что константные виды — это виды, встречаемость которых в пределах сообщества составляет по крайней мере 90%. Полученные ММА были очень маленькими: 1—4 — в бедных лесах и 10 м^2 — в богатых. Это значит, что на такой площади встречалась только часть видов. Для метода Браун-Бланке подобный подход не был удовлетворительным, поскольку выделение ценонов основано на полном флористическом составе, а большинство характерных и дифференцирующих видов имеет меньшую константность. Существует также и опасность замкнутого круга: степени константности и встречаемости зависят от размера площади.

Л. Г. Раменский (1924) определял репрезентативную площадь как площадь, на которой представлены все количественные аспекты и все взаимоотношения между видами. По сути дела мы встречаемся здесь с первым определением количественного ММА, но дополнение о взаимоотношениях, введенное в определение, свидетельствует о том, что в виду имеется биологический минимум-ареал. Это дополнение делает концепцию ММА очень трудно применимой в полевых условиях. Более позднее определение минимум-ареала Раменским (1924) как площади, где варьирование обилия всех видов ниже определенного уровня, свободно от таких недостатков и является, может быть, лучшим математическим выражением количественного ММА.

V. Westhoff (1951) определял «минимальное пространство сообщества» как пространство, которое могло бы быть занято сообществом, если бы там смогло развиться «нормальное объединение видов». Опять мы видим тот же замкнутый круг, как и в определении Du Rietz (1921), поскольку, как заявляет сам Westhoff, «нормальное объединение видов» — это характерные и константные виды, которые, как правило, присутствуют в хорошо развитом сообществе. Из последнего добавления следует, что определение минимум-ареала Westhoff относится к БМА. Константность видов зависит от степени присутствия видов в различных ценонах, так что полный набор видов фактически определяется размером пробной площади. Круг на этом замыкается. V. Westhoff и E. van der Maarel (1973) признали такое положение справедливым и определили эту концепцию минимум-ареала как синтетическую в отличие от аналитической.

R. Tüxen (1970) высказал мнение, что при увеличении размера площади число видов достигает абсолютного максимума, или, как он назвал, «полного насыщения». По этому вопросу высказывались многие авторы. Было установлено, что нарастание числа видов не прекращается, хотя обычно очень замедляется. Вопрос, следовательно, заключается в том, как определить качественный ММА. Один из методов — определение точки наклона (точки наибольшей крутизны) на кривой зависимости типа вид—площадь (S/A). S. Cain и G. Castro (1959) предложили очень практичное решение, а именно считать ММА такой площадью, где ее прирост на x% дает увеличение числа видов на y%.

Часто выбирается такой размер площади, при котором с увеличением площади в 2 раза число видов возрастает на 10%. M. Werger (1973), предполагая, что соотношение между *S* и *A* описывается формулой, предложенной R. Fisher с соавт. (1943), подсчитал коэффициенты этой формулы по нескольким измерениям *S/A* в поле, экстраполировал кривую до 1 га и определил МА как площадь, на которой присутствует 80% видов, теоретически ожидаемых на 1 га.

Из-за того что существуют большие трудности при определении ММА по кривой *S/A*, J. Moravec (1973) предложил применять следующий критерий сходства: если пробная площадь репрезентативна, то ее флористический состав не должен сильно отличаться от флористического состава другой площади того же размера в том же фитоценозе. Были проанализированы серии площадок разных размеров и рассчитано их среднее сходство. МА достигается, если среднее сходство не возрастает при увеличении размера пробной площади. Этот метод превосходен с теоретической точки зрения, но требует много времени. Dietvorst с соавт. (1982) применили его как к качественному, так и к количественному МА и определили оба МА как площадь такого размера, где среднее сходство достигает 80%. В качестве индекса сходства они взяли модифицированный индекс Жаккара и использовали в своих расчетах величины покрытия—обилия по шкале Браун-Бланке, трансформированные van der Maarel.

При каждом последующем удвоении площади нарастание информации становится все меньше, особенно по отношению к затраченному времени. Поэтому наиболее практичное определение ММА было дано Werger (1973): это площадь такого размера, когда добавка информации при дальнейшем увеличении площади крайне мала относительно затраченного времени. Конечно, это не слишком строгое научное определение. К тому же при таком подходе ММА будут несравнимы из-за разной доли общего числа видов на пробной площади, поскольку в труднодоступных ценонах (например, в кустарниковых зарослях *Prunus spinosa*), в богатых видами сообществах, а также в сообществах, в состав которых входит много мелких и незаметных растений, которые трудно идентифицировать, исследователь прекратит описание намного быстрее, чем следовало бы.

3.3. Методы. Классический прием установления качественного ММА в школе Браун-Бланке состоит в следующем. Вначале в центре большого фитоценоза выбирается маленькая площадка, на которой фиксируются все виды. Затем она увеличивается в 2, 4 (5), 10 раз, в список вносятся все виды, появляющиеся при увеличении площади фитоценоза. Площадки вкладываются одна в другую, выстраиваются в ряды, увеличение площади идет по спирали, чтобы не делать систематической ошибки в одном направлении. Нормально размер площади меняется от 1 дм^2 до 20 м^2 на лугах, от 1/4 или 1 до 200 м^2 в лесах. Число видов и размер площади затем вносятся в график с арифметическими шкалами на осях, точка наибольшего перегиба определяется визуально. Этот метод имеет следующие серьезные ограничения (Barkman, 1968).

1) Ряд размеров пробных площадей должен быть значительно шире — от 1 см^2 до 1000 м^2 в травяных сообществах и от 1 дм^2 до 10 000 м^2 в лесах.

2) Одного наблюдения на пробной площадке любого размера совершенно недостаточно. Необходимое число проб зависит от варьирования числа видов. Это варьирование сильнее на маленьких площадках, поэтому для них необходимо большее число повторностей.

Из моего личного опыта следует, что для площадок разного размера лучше всего иметь следующее число повторностей:

1, 2, 5 $см^2$	— 100 площадок каждого размера
10, 20, 50 $см^2$	— 50 » » »
1, 2, 5 $дм^2$	— 20 » » »
10, 20, 50 $дм^2$	— 10 » » »
1, 2, 5 $м^2$	— 5 » » »
10, 20, 50 $м^2$	— 2 » » »
100, 200, 500 $м^2$ и более	— 1 » » »

3) В классическом методе большие площадки состоят из более мелких, так что получаемые данные не являются статистически достоверными. Результаты сильно зависят от того, насколько богат видами начальный участок растительности в сообществе. Поэтому все площадки должны закладываться случайно и независимо от площадок меньшего размера.

4) Если не затрачивать много времени на изучение площадок большего размера, то возникает риск не заметить виды, а следовательно, получить ложное представление о достижении насыщения видами.

5) Участок наибольшего наклона кривой полностью зависит от выбранного масштаба изображения. Для одного и того же фитоценоза (одного и того же описания) я нашел минимум-ареал на площадях как 15, так и 800 $см^2$, что зависело от масштаба. Причина заключается в том, что, по-видимому, любая кривая зависимости вид—площадь имеет несколько точек перегибов, но только одна из них просматривается визуально, если используется нелогарифмическая шкала для площади, ранжированная от 1 $см^2$ до 1000 $м^2$. Если на абсциссе отложены, скажем, только от 1 до 200 $см^2$, то перегиб при бóльших размерах площади окажется за пределами графика; если же на ней умещается весь ряд (при использовании страницы обычного размера), то график получается таким сжатым, что перегибы вблизи нулевой отметки будут совпадать, поэтому необходимо использовать кривую $S/\log A$. Разные перегибы проявятся еще отчетливее, если использовать зависимость прироста числа видов S от $\log A$.

3.4. Результаты. Существуют три главные теории о зависимости между числом видов (S) и размером площади (A). Ботаники E. Dahl (1960) и D. Goodall (1952, 1961) предложили логарифмическую зависимость

$$S = p \log (A + 1)$$

(см. рисунок, вверху). Зоолог Fisher с соавт. (1943) также предлагали логарифмическую зависимость

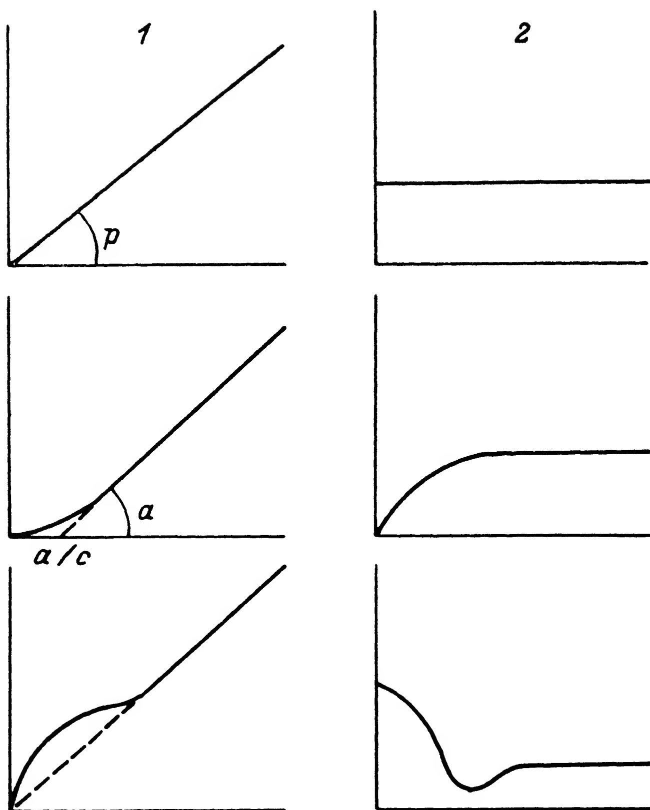
$$S = a \ln \left(1 + \frac{cA}{a}\right)$$

(см. рисунок, в центре). Ботаник O. Arrhenius (1921) и зоолог F. Preston (1962) предложили экспоненциальную зависимость

$$S = kA^z$$

(см. рисунок, внизу). Во всех этих формулах p, c, a, k и z являются константами, величины которых могут варьировать от фитоценоза к фитоценозу. На рисунке, *1* показаны логарифмы площади ($\log A$) и число видов; на рисунке, *2* приведен прирост числа видов (dS). Ни в одной из этих моделей полного насыщения видов не достигнуто. Предполагалось, что модель Даля—Гудалла будет верна для экстремальных условий с ограниченным числом видов, а модель Аррениуса—Престона — для больших гетерогенных территорий (островная теория).

Наши исследования в Нидерландах показали, что все растительные сообщества описываются моделью Фишера. Только немногие антропогенные сообщества (Lolio-Cynosuretum и Poo-Lolietum) иногда приближались к модели Даля—Гу-



Зависимость между числом видов S, приростом числа видов dS и логарифмом площади A: вверху — по Dahl (1960) и Goodall (1961), в центре — по Fisher и др. (1943), внизу — по Arrhenius (1921) и Preston (1962).

По осям абсцисс — $\log A$; по осям ординат: *1* — S, *2* — dS. *1* — число видов, *2* — прирост числа видов (по: Barkman, 1984).

далла. Может быть, эта модель вообще характерна для стрессовых ситуаций. Однако на графиках более крутые и горизонтальные участки кривой завуалированы: линии *1* имеют форму ступенек, а линии *2* — волнообразную форму и почти касаются осей абсцисс в нескольких точках. Модель Фишера приближается к модели Даля и представлена линией регрессии.

Соответственно имеется несколько размеров пробной площади, где на короткой траектории число видов не возрастает. Можно было бы также сказать, что каждый фитоценоз имеет несколько количественных ММА. Это явление наблюдается в наиболее разнообразных сообществах, в открытых пионерных сообществах с низкорослыми растениями, а также в высоких густых лесах, в фитоценозах, богатых и бедных видами, на сырых и сухих, на бедных и богатых почвах, в естественных и антропогенных фитоценозах. Иными словами, я полагаю, что любой фитоценоз представляет собой сложную мозаику. Ему всегда присуща грубая мозаика, элементы которой в свою очередь мозаичны. Разные МА, вероятно, соответствуют элементам мозаики разного масштаба. В Spergulo-Corynephoretum на бедных видами внутренних песчаных дюнах, например, самый маленький МА (размером 4 см^2), вероятно, соответствует напочвенной мозаике («основе»), образованной тремя споровыми доминантами — *Polytrichum piliferum,*

Cladonia zopfii и *Cornicularia aculeata.* Следующий МА (1 дм^2), вероятно, соответствует мозаике всего мохово-лишайникового яруса, МА размером 25 дм^2 — травяного яруса (он представлен грубой мозаикой кочек *Corynephorus canescens* и более разреженных *Festuca capillata, Agrostis vinealis, Rumex acetosella* и *Spergula vernalis*). Наибольший МА (10 м^2) соответствует редко разбросанным крупным растениям *Calluna, Empetrum* и *Nardus*, внедряющимся в ассоциацию. Количество МА, найденных в разных сообществах, варьирует от 3 до 5, но ни в одном из сообществ не был найден конечный МА.

Что это значит для фитоценологии? Я думаю, что новый метод определения МА является в первую очередь превосходным средством изучения горизонтальной структуры растительных сообществ. Поскольку открыты разные уровни неоднородности растительности, мы можем попытаться проанализировать состав элементов, используя подходящие размеры квадратов, т. е. размеры разных МА. Автор данной статьи анализировал (неопубликованные данные) ассоциацию можжевеловых зарослей Dicrano-Juniperetum на сухих бедных внутренних песчаных дюнах, сделав 90 классических описаний на площадках от 50 до 100 м^2 в каждом сообществе. Внутренняя мозаика этих сообществ была проанализирована с использованием 1100 площадок размером 30 × 30 см. В результате такого анализа были выделены 14 микросообществ, отличающихся друг от друга флористическим составом, макромицетами и химизмом почвы.

Для классических синтаксономических целей нужно использовать размер площадки, эквивалентный размеру наибольшего МА, что соответствует нашей концепции фитоценоза. В приведенном выше примере ассоциации Spergulo-Corynephoretum такой размер будет равен 25 дм^2, поскольку в больший МА (10 м^2), вероятно, входят уже чуждые элементы (визуально это виды, выходящие из Genisto-Callunetum). В тех случаях, если исследования МА по новому методу еще не проводились, лучше всего продолжать использовать такой размер пробной площади, который применялся чаще всего и оказался достаточно эффективным за многие годы фитоценологических исследований в Европе. Грубо говоря, это соответствует правилу: размер площади в квадратных метрах должен быть равен высоте растительности в дециметрах. В Европе это соответствует 0.1—0.3 м^2 для моховых и лишайниковых сообществ, 1—2 — для пастбищ, 5—10 — для сенокосов, 20—40 — для кустарниковых сообществ и 100—200 м^2 — для лесов. Это нужно делать для того, чтобы обеспечить преемственность исследований, иметь возможность использовать сотни тысяч описаний, сделанных за последние 70 лет, и сравнивать их с описаниями, сделанными в соответствии с предлагаемым методом. Это особенно важно в связи с происходящими процессами деформации и дробления синтаксонов в Западной и Центральной Европе и тем более в связи с предложенной программой проведения тщательного синтаксономического обзора больших районов Европы.

4. Биологический минимум-ареал

4.1. Концепции. Meijer Drees (1951) предложил две новые концепции: 1) минимальная площадь, необходимая для того, чтобы защитить фитоценоз от внедрения видов из других сообществ; 2) минимальная площадь, необходимая для полного восстановления сообщества, т. е. для нормального возобновления всех его видов. Для второго понятия он предложил название «восстановительный минимум»,[1] а первую не определил. Я в свое время (Barkman, 1984) предложил первую из предложенных концепций называть «минимальной площадью сопротивления». Meijer Drees предполагал, что минимальная площадь

[1] S. Pickett и J. Thomson (1978), которые не были знакомы с публикацией Meijer Drees, назвали это «минимальной динамической площадью».

сопротивления будет меньше, чем площадь восстановительного минимума. Оба типа площадей являются биологическими минимум-ареалами. Я полагаю, что в отличие от методологических МА (качественного и количественного) мы можем различать 3 биологических минимум-ареала, размер которых возрастает в следующем порядке): 1) пространственный, 2) устойчивости, 3) восстановительный.

1) Пространственный минимум-ареал — минимальное пространство, необходимое для присутствия по крайней мере хотя бы одной особи (клона или куртины) каждого вида. Подобно качественному ММА его размер определяется числом видов, размером их особей и их распределением (степенью агрегированности), так что можно предположить, что площади БМА и качественного ММА должны быть одного размера.

2) Минимум-ареал устойчивости — минимальная площадь, на которой фитоценоз может быть полностью развит в своей характерной форме. Каждый фитоценоз имеет краевую (маргинальную) зону, где типичные для него виды могут отсутствовать, а нетипичные, наоборот, присутствовать. Наиболее тенелюбивые и чувствительные к засушливости виды отсутствуют на опушках леса из-за солнечного освещения и сухих ветров, проникающих в эту зону. Олиготрофные виды могут отсутствовать в характерных для них местообитаниях в развитых сельскохозяйственных районах из-за пыли и удобрений, приносимых ветром с полей; евтрофные виды могут отсутствовать с западной стороны открытых лесов, граничащих с пустошами или лугами, потому что ветер выдувает из-под них подстилку. Другими словами, в фитоценозе может отсутствовать ряд видов, в результате чего он будет неполночленным.

Аналогично в приграничной зоне могут расти чуждые виды. Однако причины их появления другие, а именно наличие соседства, т. е. такого явления, когда растения встречаются в местах, где они нормально расти не могут, и происходит это только потому, что в ближайших окрестностях есть соответствующая популяция. Это может быть результатом проникновения растений в подходящие для них условия или появления их в чуждом сообществе благодаря разрастанию корневищ, побегов и столонов. Именно так *Phragmites australis* может колонизовать сухие пески, проникая в них из мокрых местообитаний. Другое последствие соседства — постоянный и обильный приток диаспор. Хотя большинство их не прорастает, всегда имеется небольшое количество семян и спор, которые либо обладают генетически обусловленной повышенной всхожестью и имеют большой запас питательных веществ, либо случайно попадают в исключительно благоприятные микробиотопы или исключительно благоприятные для них погодные условия. Хотя эти растения обычно не достигают генеративной фазы, некоторые из них все же приживаются в приграничной зоне сообщества, и фитоценоз, таким образом, становится не совсем типичным по составу.

Фитоценоз может быть хорошо развит только в том случае, если имеется маргинальная буферная зона, защищающая центр от всех влияний, упомянутых выше. Минимум устойчивости равен пространственному минимуму плюс буферная зона. Его размер, следовательно, зависит от обеих этих площадей. Ширина же буферной зоны будет зависеть от следующих факторов: 1) радиуса действия и интенсивности чуждых (абиотических и биотических) влияний, 2) сомкнутости сообществ. Что касается двух первых моментов, то совершенно очевидно, что пашня и активные песчаные дюны будут оказывать на лесные опушки большее влияние, чем луга, последние же будут влиять сильнее, чем пустоши, влияние которых в свою очередь будет сильнее, чем зарослей кустарников. Наименьшее воздействие будет со стороны соседних лесов близких типов. Что касается второго пункта, то можно ожидать, что «пустые» леса только с древесным и моховыми ярусами (или с низкими кустарниками) будут менее устойчивыми к такому влиянию, чем многоярусные леса с мантиями кустарников и лианами («мантийные» и «занавесные» сообщества). Естественно, что буферные зоны и минимум устойчивости могут развиваться только в тех местообитаниях, где

имеется градиент факторов, которым растительность может сопротивляться. Влияние же таких общих факторов, как загрязнение воздуха, кислые дожди, а также глубокий дренаж на сельскохозяйственных угодьях, будет ощущаться в центре таких сообществ, как пустоши, болота или леса, так же сильно, как и на их окраинах.

3) Восстановительный минимум-ареал, вероятно, намного больше минимум-ареала устойчивости. В лесоводстве известно, что хорошо плодоносят только немногие особи деревьев каждого вида. В маленьких фитоценозах репродуктивность может быть слишком низкой. В экологии животных хорошо известен факт, что популяция может сильно варьировать как из-за факторов, влияющих на ее плотность, так и из-за факторов, с которыми плотность непосредственно не связана. Из-за независимых метеорологических факторов, таких как крайне засушливые лета, холодные бесснежные зимы, ураганы и наводнения, небольшие популяции могут исчезнуть гораздо скорее, чем большие. Возможно, это относится и к растениям, хотя известен ряд случаев, когда очень маленькие популяции самоподдерживались довольно долгое время. В маленьких популяциях вымирание также возможно из-за инбридинга. Если это так, то небольшие фитоценозы могут самоподдерживаться только в том случае, если исчезнувшие виды смогут снова туда попадать после вымирания, а также если есть постоянный приток свежих генов. Отсюда следует, что если площадь фитоценоза меньше площади его восстановительного минимум-ареала, то для его выживания нужно, чтобы поблизости был фитоценоз того же типа, но большего размера. Это очень важное обстоятельство, которое нужно учитывать при планировании мероприятий по охране природы.

Как было показано выше, существует не один, а несколько ММА в каждом фитоценозе. Следовательно, можно предполагать, что имеется несколько биологических МА.

4.2. Методы. Чтобы установить различные БМА фитоценоза, необходимо исследовать большое число фитоценозов изучаемого ценона, которые должны удовлетворять следующим требованиям: 1) быть отделенными друг от друга; 2) сильно варьировать по размерам; 3) быть сравнимыми во всех других отношениях, т. е. находиться в тех же самых климатических условиях, географическом районе, иметь одни и те же тип почвы и гидрологию, примерно один возраст, одинаковые историю и способы вмешательства человека.

Для выяснения специфических черт растительности буферной зоны и минимума устойчивости необходимо выбирать для анализа фитоценозы с разным окружением, а также проводить анализ растительности в центре и на периферии по четырем сторонам света раздельно.

До сих пор БМА изучали главным образом для проверки островной теории. В этом случае должно было наблюдаться варьирование по возрасту и степени изоляции. Принимая во внимание все перечисленные выше требования, очень трудно найти объекты, подходящие для определения БМА. В большинстве случаев приходится принимать компромиссные решения. Когда объект выбран, необходимо отметить его местонахождение на детальной карте. Для каждого фитоценоза отмечается следующее.

1) Размер всего фитоценоза.

2) Размер наибольшего круга, который можно нарисовать в пределах фитоценоза. Допустим, фитоценоз занимает минимальное пространство площадью 100 $м^2$. Это соответствует кругу 11.3 м в диам. Если минимальная буферная зона равна 8 м, то минимум устойчивости требует круга 11.3 + 8 + 8 = 27.3 м в диам. Для фитоценозов, круглых по конфигурации, достаточна площадь 585 $м^2$; для фитоценозов иной формы должен быть по крайней мере представлен такой круг. Очевидно, что площади 1000 $м^2$ будет недостаточно, если это прямоугольник размером 100 × 10 м.

3) Длина линии контура.

4) Процент линии контура соседних сообществ (например, кукурузное поле — 40%, луг — 20, кустарники — 10, пустоши — 30%).

5) Если имеется пограничная зона с иной растительностью, то отмечается ширина этой зоны, если нет, то можно ограничиться стандартной зоной в 2 или 5 м.

6) Общая площадь пограничной (естественной или искусственной) зоны.

7) Степень изоляции. Поток диаспор из соседних фитоценозов, вероятно, пропорционален их размерам (a) и обратно пропорционален квадрату расстояния их удаленности (d). Мы рассчитываем все величины d^2/a для соседних фитоценозов и либо берем наименьшую из полученных величин как меру изоляции, либо принимаем в расчет и другие величины. В этом случае степень изоляции лучше всего выражать формулой $\left(\sum \frac{a}{d^2}\right)^{-1}$. Совсем не обязательно рассчитывать все величины a/d^2, поскольку по мере возрастания расстояния они очень скоро становятся незначительными.

8) Возраст и история, если это известно.

9) Списки видов отдельно для пограничной зоны и для центра. В каждом списке для каждого вида должны быть отмечены степени жизненности и генеративности. Жизненность может оказаться важным показателем для минимума устойчивости, генеративность — для восстановительного минимума. Для каждого фитоценоза нужно рассчитать соотношения генеративных и стерильных видов (особей) для пограничной зоны и центральной части отдельно. Нужно рассчитать также диссеминационные спектры для видов пограничной зоны и центра, эти данные сравнить с показателями степени изоляции. Особое внимание следует уделить соотношению дисхорных и эврихорных видов. Дисхоры приняты здесь в широком смысле слова и включают в себя автохоры, барохоры и мирмекохоры, в то время как эврихоры включают в себя анемохоры, орнитохоры и антропохоры. Гидатохоры и террохоры могут принадлежать к любой их этих двух категорий.

Для анализа и интерпретации данных очень важно различать три группы видов в зависимости от их распределения в пределах фитоценоза: а) виды центральной части, б) виды пограничной зоны, в) «центрально-пограничные» (centre-border) (индифферентные) виды. Нет ничего странного в том, что некоторые виды являются центрально-пограничными в одном сообществе, например в листопадном лесу, окруженном хвойным лесом, и видами центра в другом сообществе того же синтаксона, например в том же типе леса, окруженном пашнями. Виды могут быть центрально-пограничными (достигающими внешней границы сообщества) на северной стороне сообщества и видами центральной части (избегающими пограничной зоны) на южной стороне сообщества.

По распределению за пределами фитоценоза мы можем различать виды: 1) собственные (ограниченные данным фитоценозом), 2) индифферентные, 3) чуждые (встречающиеся преимущественно за пределами фитоценоза). К собственным видам не предъявляются требования, чтобы они были приурочены только к данному конкретному типу сообщества или чтобы являлись характерными видами данного синтаксона; нужно, чтобы они отсутствовали в сообществах, окружающих данное конкретное сообщество. Например, если это дубовый или сосновый лес на кислой почве, окруженный пашнями или удобряемыми пастбищами, то *Deschampsia flexuosa, Molinia caerulea* и *Empetrum nigrum* — виды собственные; если же лес окружен пустошами, то виды индифферентные. В первом случае размер леса важен для выживания этих популяций, во втором — это не столь важно. Виды центра — виды неизменно собственные; чуждые виды — по преимуществу виды пограничные, иногда центрально-пограничные. Таким образом, можно различать следующие категории: а1, б1, б3, б2, в3.

4.3. Результаты. J. Levenson (1981), L. Hoehne (1981) и J. Ranney с соавт. (1981) исследовали деревья, кустарники и травы в листопадных лесах в основном на Среднем Западе в США. H. Mader и M. Mühlenberg (1981) работали в хвойных лесах в Западной Германии, изучая те же группы растений. В Нидерландах большинство исследований выполнено студентами университетов Вагенингена, Утрехта и Гронингена, а также д-ром A. Rusinska (Познань, Польша) и автором этой статьи. Результаты большинства работ не опубликованы. Исследования проводили на меловых пастбищах, в зарослях можжевельника (на сухих кислых песчаных почвах), в дубовых лесах (дитто) и на олиготрофных пустошах (сфагновых болотах). Размеры фитоценозов варьировали от 700 до 70 000 м^2 на меловых пустошах, от 117 до 44 000 м^2 в можжевеловых зарослях, от 630 до 90 000 м^2 в дубовых лесах, от 450 до 9000 м^2 на олиготрофных

пустошах. Во всех сообществах учитывали сосудистые растения, а в можжевеловых зарослях — также мхи, лишайники и макромицеты. В последних, кроме того, исследование проводили раздельно в краевой зоне (внешний и внутренний края) и в центре индивидуального куста. Возраст сообществ определяли в дубовых лесах путем сравнения детальных карт за период 1812—1970 гг., а в сообществах можжевельника — путем подсчета годичных колец у ряда кустов. Была установлена корреляция между общим числом видов, числом собственных видов, с одной стороны, и размером, возрастом и степенью изолированности — с другой. Анализировались также соседние участки растительности. Некоторые результаты суммированы и приведены далее.

Для смешанных лесов США размер минимума устойчивости (только для деревьев и кустарников) был определен в ~3 га. В этих лесах не было обнаружено строго отграниченной пограничной зоны, но гомогенный центр был окружен зоной постепенных изменений (ценоклином) 10—15 м шир., в западных районах — 30 м шир. В хвойных лесах Западной Германии была обнаружена отчетливая маргинальная зона с иной растительностью, 30 м шир. Как в хвойных, так и в дубовых лесах Нидерландов в пограничной полосе отсутствовали многие виды из центральной части, но появились многие приграничные виды. В хвойных лесах при сравнении фитоценозов размерами 700 и 90 000 м^2 количество приграничных видов увеличилось только от 11 до 12, в то время как число центрально-пограничных (индифферентных) видов возросло от 2 до 6.

В можжевеловых зарослях Голландии 16 видов сосудистых растений являются видами центра, 9 — пограничными, 42 — центрально-пограничными; 5 видов центра встречаются только в кустах размером более 30 м^2, 3 — только в сообществах, размер которых превышает 2.5 га. Число собственных индифферентных и чуждых видов сосудистых растений равно соответственно 37, 17 и 13.

Не установлены корреляция между долей сорных видов в можжевеловых зарослях и относительной протяженностью их границ с полями, а также взаимоотношение доли луговых и лесных видов и степени контактирования можжевеловых зарослей соответственно с лугами и лесами. Однако установлено явное влияние соседних фитоценозов (лесов, фруктовых садов, лугов и полей) на качественный состав голландских меловых пастбищ, но не на их общее видовое разнообразие.

На меловых пастбищах при увеличении размера сообщества доля барохоров уменьшается, а доля анемохоров (за исключением орхидных) увеличивается. Это может быть связано с тем, что маленькое пастбище, окруженное лесами или фруктовыми садами, более защищено от ветра и поэтому менее доступно для анемохоров, чем большое.

Исследования по определению восстановительного минимума пока проводили только в можжевеловых сообществах Голландии. Ни одно из существующих в настоящее время сообществ не имеет площади восстановительного минимума, поскольку (по ряду причин, которые здесь не обсуждаются) возобновление *Juniperus communis* недостаточно во всех сообществах. Относительно подлеска было высказано предположение, что виды, которые не возобновляются в маленьких фитоценозах, возможно, способны на это в более крупных. В наших исследованиях эта гипотеза не подтвердилась.

Что касается связи между числом видов (S) и размером (площадью) конкретного фитоценоза (A), то было установлено (в противоположность методологическому минимум-ареалу), что кривая S/A не всегда соответствует модели Фишера, но иногда она ближе к модели Даля—Гудалла, а иногда — к модели Аррениуса—Престона. На меловых пастбищах распределение общего числа видов описывается кривой Фишера, а числа видов собственных — кривой Аррениуса—Престона. При увеличении размера сообщества число собственных видов увеличивается, но их доля (в %) уменьшается. Это удивительно, потому что отношение центральные/пограничные виды возрастает и так же должна увеличиваться доля центральных (собственных) видов (ср. результаты, получен-

ные в хвойных лесах Германии, обсуждавшиеся выше). Однако с увеличением размера фитоценоза возрастает и вероятность того, что он будет окружен различными типами сообществ. Это также может быть причиной появления чуждых видов. В можжевеловых зарослях доля собственных видов была постоянной. В олиготрофных пустошах общее число видов соответствует модели Даля—Гудалла, а число собственных видов — модели Аррениуса—Престона.

В Нидерландах можжевеловое сообщество состоит из мозаики кустов и кустарничков или трав. Поэтому кустарнички и пастбищные травы присутствуют в сообществах всегда, а другие виды (лесные и сорные) — только по их краям. Для сообщества в целом подходит модель Аррениуса, для отдельных кустов — модель Фишера.

Ни в одном из исследованных биотопов не было достигнуто насыщения видами. Только в можжевеловой заросли был установлен условный минимум-ареал площадью 100 м^2. На других кривых $S/\log A$ не было участков без увеличения числа видов, подобных тем, какие мы наблюдали во всех методологических минимум-ареалах.

Здесь необходимо подчеркнуть, что только для выявления общего числа видов и числа центрально-пограничных видов размер фитоценоза должен быть выбран так, как это рекомендовано выше. Если развита пограничная зона, то для выявления пограничных видов нужно учитывать ее площадь, а для центральных видов — размеры центральной части. Результаты могут быть очень различными, поскольку при увеличении диаметра фитоценоза пограничная площадь увеличивается намного меньше, а площадь центра — гораздо больше, чем площадь всего сообщества. Это особенно верно для маленьких фитоценозов.

В островной теории (MacArthur, Wilson, 1967) предполагается, что отношение S/A неизменно следует модели Престона. Как мы убедились, это не так, когда речь идет о фитоценозах. В островной теории величина коэффициента z считается очень важной. В зависимости от степени изоляции этот коэффициент имеет величину 0.19—0.37, а при отсутствии таковой — 0.12—0.17. Если мы построим кривую зависимости числа собственных видов от размера особей кустов можжевельника (поскольку для этих видов такие кусты — все равно что острова, несмотря на то что их размеры составляют всего несколько метров) и попробуем установить ее соответствие модели Престона, то увидим, что величина z равна 0.25 (для центрально-пограничных видов — только 0.11). Этот искаженный результат получается из-за того, что мы не берем за основу расчетов размеры куста. Для можжевеловых сообществ, которые, конечно, намного больше отдельных кустов, вся площадь и площадь центра изменяются не очень сильно. Поэтому интересно отметить, что для можжевеловых сообществ в целом величина z для собственных видов равна 0.10, хотя эти сообщества находятся друг от друга на расстоянии от 0.6 до 10.5 км. Даже на таком расстоянии фитоценозы не изолированы друг от друга: по крайней мере для *Juniperis communis* изоляции нет, поскольку анализ варьирования аллозимов в этом виде в различных зарослях, проведенный van Dijk (неопубликованные данные), ясно показал, что внутриценозное генетическое варьирование вида гораздо больше, чем междуценозное. Однако изолированные женские экземпляры не оплодотворяются, если мужские особи удалены на расстояние более 1 км. Мы должны осознавать, что в Нидерландах многие естественные и полуестественные сообщества стали изолированными в результате уничтожения в больших масштабах их биотопов из-за мелиорации, особенно в 30-е годы. Возможно, впрочем, что многие высокие («островные») величины z в литературе обусловлены тем, что при проведении исследований за основу брались размеры всего сообщества.

Если z зависит от степени изоляции, то можно было бы ожидать появления более высоких величин этого коэффициента для дисхоров, но на меловых пастбищах барохоры имеют величину z, равную 0.16, а анемохоры — 0.18. Все эти цифры относятся к сосудистым растениям. Бриофиты с их чрезвычайно

легкими спорами имеют величину $z = 0.24$, но на меловых пастбищах плодоносят только верхоплодные мхи. В можжевеловых зарослях большинство эврихоров (грибы) имеет более высокие величины z (0.17), чем сосудистые растения (0.13), а среди последних чуждые виды имеют более высокие величины z (0.15), чем собственные виды (0.10). Очевидно, что z не может быть использован для тестирования степени изоляции.

В островной теории также предполагалось, что на изолированных островах видов меньше из-за низкой скорости миграции. На меловых пастбищах и в можжевеловых зарослях не было корреляции между видовым разнообразием и степенью изоляции. На более изолированных пустошах видов меньше, чем на менее изолированных. Но изоляция произошла в результате уничтожения других пустошей из-за осушения территории, поэтому изолированные пустоши теперь располагаются на культивированных территориях. Для многих видов, чувствительных к евтрофикации, это серьезное препятствие для расселения. Скорее, именно этот фактор, а не изоляция сама по себе ослабляет миграцию видов. Многие пустоши оказались в изоляции после масштабного осушения территории между 1930 и 1940 г. Имеются списки видов одних и тех же пустошей, сделанные около 1930 и 1970 г. Если недавние изменения не привели к установлению равновесия между миграцией и вымиранием, что не исключено, то корреляция между S и A, между S и степенью изоляции должна была бы быть более сильной в 1930, нежели в 1970 г. Поскольку сравнительный анализ этого не показал, то либо расстояния между исследованными фитоценозами в Нидерландах вообще слишком малы для любой изоляции, либо степень изоляции не оказывает заметного влияния на видовое разнообразие растений в наземных «островах местообитания», т. е. в фитоценозах. Число видов, скорее всего, зависит (внутри каждого ценона) в первую очередь от размера и возраста фитоценоза, а также от качества среды (здесь — плодородие почвы и вмешательство человека). В дубовых лесах на кислых почвах последний фактор был самым важным.

Предложенный подход к изучению минимум-ареала дает возможность по-новому взглянуть на проблему гомогенности растительных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лавренко Е. М. Основные особенности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 13—78. — *Раменский Л. Г.* Основные особенности растительного покрова // Матер. по организации и культуре кормовой площади. 1924. Т. 12. С. 105—140. — *Arrhenius O.* Species and area // J. Ecol. 1921. Vol. 9. N 1. P. 95—99. — *Barkman J. J.* Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: van Gorcum, 1958. 628 p. — *Barkman J. J.* Das synsystematische Problem der Mikrogesellschaften innerhald der Biozönosen // Pflanzensoziologische systematik. Den Haag. 1968. S. 21—53. — *Barkman J. J.* Synusial approaches to classification // Ordination and classification of communities. The Haaque, 1973. P. 435—491. (Handbook of vegetation science. N 5). — *Barkman J. J.* Biological minimum areas and the island theory // Vakl. Biol. 1984. Vol. 64. N 9. P. 162—167. — *Barkman J. J., Boekhorst R., Didden N.* Chalk grasslands of South Limburg in relation to island theory and the biological minimum area theory // The Utrecht Plant Ecology News Report. 1985. Vol. 3. N 1. P. 45—50. — *Cain S. A., De Olivera Castro G. M.* Manual of vegetation analysis. N. Y.: Harper and Bros., 1959. 325 p. — *Dahl E.* Some measures of uniformity in vegetation analysis // Ecol. 1960. Vol. 41. N 4. P. 805—808. — *Dietvorst P., van der Maarel E., van der Putten H.* A new approach to the minimum area of plant communities // Vegetatio. 1982. Vol. 50. N 1. P. 77—93. — *Du Rietz G. E.* Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensociologie. Uppsala; Holzhausen; Wein: Akad. Abhandl., 1921. 267 p. — *Fisher R. A., Corbert A. S., Williams C. B.* The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population // J. Anim. Ecol. 1943. Vol. 12. N 1. P. 42—58. — *Goodall D. W.* Quantitative aspects of plant distribution // Biol. Rev. 1952. Vol. 27. N 2. P. 194—245. — *Goodall D. W.* Objective methods for the classification of vegetation. IV. Pattern and minimal area // Rustr. J. Bot. 1961. Vol. 9. N 7. P. 162—196. — *Hoehne L. M.* The groundlayer vegetation of forest

islands in an urban—suburban matrix // Forest island dynamics in man-dominated landscapes. 1981. P. 41—54. — *Levenson J. B.* Woodlots as biogeographic islands in Southeastern Wisconsin // Ibid. P. 13—29. — *MacArthur R. H., Wilson E. O.* The theory of island biogeography. Princeton: Univ. Press, 1967. 387 p. — *Mader H. J., Mühlenberg M.* Artenzusammenstetzung und Ressourceangebot einer kleinflächingen Habitatinsel, untersucht am Beispiel der Carabiden // Pedobiologia. 1981. Bd 21. H. 1. S. 46—59. — *Meijer Drees E.* Capita selecta from modern plant sociology and a design for rules of phytosociological nomenclature // Res. Forest Res. Inst. Bogor. Indonesia. 1951. N 51. P. 1—128. — *Meijer Drees E.* The minimum area in tropical rain forest with special reference to some types in Bangka (Indonesia) // Vegetatio. 1954. Vol. 5. N 6. P. 517—523. — *Moravec J.* The determination of the minimal area of phytocoenoses // Folia Geobot. Phytotax. 1973. Vol. 8. N 1. P. 23—47. — *Nordhagen R.* Sikilsdalen og Norges Fjellbeiter: en plantensociologisk monografi // Bergens Mus. Skr. 1943. H. 22. S. 1—607. — *Pickett S. T. A., Thomson J. N.* Patch dynamics and the design of nature reserves // Biol. Conserv. 1978. Vol. 13. N 1. P. 27—38. — *Preston F. W.* The canonical distribution of commonnes and rarity. Pt 1 // Ecology. 1962. Vol. 39. N 1. P. 85—215. — *Ranney J. W., Bruner M. C., Levenson J. B.* The importance of edge in the structure and dynamics of forest islands // Forest island dynamics in man-dominated landscapes. 1981. P. 67—95. — *Tüxen R.* Einige Bestands und Typenmerkmale in der Struktur der Pflanzengesellschaften // «Gesellschaftsmorphologie». Ber. Symp. Int. Ver. Veg. kunde Rintel, 1966. Berlin, 1970. S. 76—98. — *Werger M. J. A.* Phytosociology of the upper Orange River, South Africa. A syntaxonomical and synecological study. Thesis. Nijmegen; Pretoria, 1973. 222 p. — *Westhoff V.* An analysis of some concepts and terms in vegetation study or phytocenology // Synthese. 1951. Vol. 8. N 3-5. P. 194—206. — *Westhoff V., van der Maarel E.* The Braun-Blanquet approach // Ordination and classification of communities. The Haaque, 1973. P. 617—726. (Handbook of vegetation science. N 5).

Биологическая станция Вайстер
Нидерланды

Получено 5 VI 1991

SUMMARY

The notion of homogeneity is discussed and four types are distinguished: homogeneity of sample plots, phytocoenoses, vegetation tables and vegetation types (coena). The two last-named concepts are called homotoneity. Three types of sample plot heterogeneity are discussed: primary abiotic heterogeneity, primary biotic heterogeneity and secondary abiotic heterogeneity. A distinction is made between methodological minimum areas (MMA) and biological minimum areas (BMA), referring to sample plots and to phytocoenoses respectively. MMA's can be classified into qualitative and quantitative MMA's. Their size is determined by: 1) the number of species, 2) the size (diameter) of the plants, 3) their degree of clustering. The classical Braun-Blanquet method is criticized and a new method is proposed. The results of this method are the following: the species/area curve always follows the Fisher model, but with superimposed oscillations: in each phytocoenosis there are a number of sample plot sizes where the species number does not increase, i. e. a number of relative qualitative MMA's. These MMA's probably correspond with the scale of the patterns of the vegetation. The latter is considered to be compound mosaic. The new method is above all considered as a powerful means to detect this mosaic. Biological minimum areas are classified into: 1) space minimum (SMA), 2) resistance minimum (RMA), 3) regeneration minimum (GMA). In this order their size increases. Phytocoenoses of the SMA size are fragmentary, of the RMA size are fully and typically developed in the centre, but unable to maintain themselves unless larger phytocoenoses of the same community type are present nearby to supply them with diaspores. Stands of the GMA size are self-supporting and independent. The RMA is equal to the SMA plus a buffer sone. The width of this buffer zone depends on the radius of action and the intensity of alien forces as well as on the degree of resistance (closeness) of the plant community. A distinction must be made between centre (*c*), border (*b*) and centre-border (*cb*) species, also between proper (*p*), indifferent (*i*) and allien (*a*) species. The first classification refers to the distribution of species within the concrete stands, the second to their distribution outside the stands. So far analyses have been carried out in mixed deciduous woods of the Middle West of the U. S. A., spruce plantations in West Germany and chalk grasslands, juniper scrub, poor acid oak woods

and small Sphagnum (heath pools) in the Netherlands. The results of these investigations are partly conrtadictory and more research is obviously needed.

* * *

От редакции. Настоящей статьей завершается публикация серии статей известного голландского фитоценолога Я. Баркмана (см. Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2; 1990. Т. 75. № 2; 1991. Т. 76. № 7), основой для которых послужили лекции, прочитанные им в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова в Ленинграде осенью 1988 г. К сожалению, Я. Баркман увидел опубликованной в нашей печати лишь первую из статей. 13 сентября 1990 г. он скоропостижно скончался на экскурсии в горах во время поездки в Шотландию. Человек неутомимой энергии, жизнелюб и оптимист, он жил своей любимой наукой — фитоценологией, с большим энтузиазмом и удовольствием отдавал свои знания всем, кто разделял с ним интерес к растительности, особенно любил общаться с молодежью. Первые 3 статьи, опубликованные в нашем журнале, не являются оригинальными, скорее, это краткий обзор основных принципов школы Браун-Бланке. Важно, что это первое изложение на русском языке принципов классификации растительности данной школы, привлекающей все большее внимание русских фитоценологов, сделанное человеком, который многие годы использовал эти принципы в своей повседневной практике и знал метод из первоисточника — школы Цюрих-Монпелье. Предлагаемая статья была подготовлена автором специально для публикации в Ботаническом журнале, хотя частично материалы по биологическому минимум-ареалу были опубликованы ранее на голландском языке (Barkman, 1984). Редакция надеется, что цикл из 4 статей Я. Баркмана представил интерес для читателей журнала и помог лучше понять наших западноевропейских коллег. Редакция выражает глубокую благодарность Н. В. Матвеевой, взявшей на себя большой труд по переводу на русский язык и подготовке статей к печати.

УДК 581.35
© 1993

Г. Я. Жукова

ПЛАСТИДЫ ГАМЕТ И ЗАРОДЫША ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

G. Ya. ZHUKOVA. PLASTIDS OF GAMETES AND EMBRYO IN FLOWERING PLANTS

Установлено деление цветковых растений на лейко- и хлороэмбриофиты (Яковлев, Жукова, 1973; Yakovlev, Zhukova, 1980). Остается неясным, что лежит в основе этого явления. Согласно собственным исследованиям и литературным данным, пластиды гамет и зародыша в зиготной и проэмбриональной фазах эмбриогенеза (по: Яковлев, 1981) не только лейко-, но и хлороэмбриофитов представлены лейкопластами. Первое появление хлоропластов в зародыше хлороэмбриофитов, согласно данным ультраструктурной эмбриологии, происходит в эмбриональной фазе и связано с переходом зародыша от шаровидной к сердечковидной стадии развития (у *Nelumbonaceae* — на более поздних стадиях эмбриогенеза). Хлоропласты (амебоидной формы) наблюдаются в тех или иных органах (прежде всего в семядолях) у значительного числа видов с крупным расчлененным зародышем. Среди растений с относительно небольшим, слабо дифференцированным зародышем и с нерасчлененным зародышем хлороэмбриофитов не обнаружено. Обсуждается вопрос о значении этих данных для разработки проблем генезиса пластид в ходе двойного оплодотворения и эмбриогенеза, а также проблем пластидной наследственности у цветковых растений.

Согласно современным представлениям, пластиды гамет не тождественны пластидам меристем вегетативных органов. Имеются данные о радикальных изменениях в ультраструктуре пластид в процессе гаплоидизации; в связи с этим возникает вопрос о возможных преобразованиях и в плазмиде мега- и микроспор.

В последние годы значительно возрос интерес к исследованию тонких механизмов полового процесса у растений. Он вызван установленным генетиками фактом наличия двух типов передачи цитоплазматических наследственных единиц в процессе полового воспроизведения у цветковых растений — строго материнского и двуродительского наследования (подробнее об этом см. Kirk, Tilney-Bassett, 1967, 1978; Сэджер, 1975; Gillham, 1978; Birky, 1983; Connett, 1987; Evenari, 1989; Hagemann, Schröder, 1989; Kuroiwa, 1991; и др.). При расшифровке цитологических основ этого явления особое внимание стали уделять упрощению внутренней структуры пластид при образовании мужских гамет, проявляющемуся на различных уровнях их эволюционного развития. В связи с этим стало развиваться представление о существовании в царстве растений определенной тенденции в эволюционном процессе к элиминации пластид мужских гамет и преобладанию однородительской (и именно материнской) пластидной наследственности (см. Kirk, Tilney-Bassett, 1967, 1978; Hagemann, 1976 (цит. по: Whatley, 1982), 1981, 1983; Кордюм, 1978; Sears, 1980; Whatley, 1982; Birky, 1983; Connett, 1987). Исключение мужских пластид, как полагают, может происходить при образовании генеративной клетки пыльцевого зерна в ходе спермиогенеза либо на одном из этапов оплодотворения или раннего эмбриогенеза (Hagemann, 1981, 1983; Whatley, 1982; Schröder, Oldenburg, 1990; и др.).

Имеются, однако, факты, противоречащие разрабатываемой концепции постепенной элиминации пластид мужских гамет в эволюционном процессе и требующие объяснения. Так, например, считают, что у тех растений, в зиготу

которых привносятся пластиды обеих гамет, в ходе зигото- или эмбриогенеза происходит дегенерация мужских пластид. У подавляющего большинства таких видов, однако, судьба этих пластид до конца не прослежена и остается неизвестной по сегодняшний день. Дегенерацию мужских пластид только предполагают, механизм же самого процесса остается неясным.

Одним из самых важных итогов этих генетических исследований следует признать выявление того факта, что и у цветковых растений при оплодотворении в яйцеклетку попадают пластиды спермия. Согласуются ли эти данные с современными представлениями о процессе двойного оплодотворения? Согласно одной из точек зрения, спермии цветковых растений теряют свою цитоплазму при продвижении через синергиду (Беляева, 1963, 1975; Jensen, Fisher, 1968a) либо в момент слияния с яйцеклеткой (Mogensen, 1988; Russell et al., 1990), и в самой сингамии участвуют не клетки, а одни ядра. По мнению других исследователей, при оплодотворении у цветковых растений происходит слияние не только ядер гамет, но и их клеток (подробнее об этом см. Поддубная-Арнольди, 1976). Получены убедительные электронно-микроскопические снимки, свидетельствующие о наличии пластид мужских гамет в зиготе у *Oenothera erythrosepala* (Meyer, Stubbe, 1974) и *Plumbago zeylanica* (Russell, 1980, 1983). У *P. zeylanica* наличие мужской цитоплазмы показано и в оплодотворенной центральной клетке. На основании данных электронной микроскопии H. Linskens (1986, цит. по: van Went, 1970) выдвинул гипотезу для объяснения механизма проникновения ядер спермиев в яйцеклетку и центральную клетку зародышевого мешка. Согласно этой гипотезе, контакт половых клеток приводит к образованию между ними цитоплазматического мостика, по которому и происходит перемещение ядер мужских гамет в яйцеклетку и центральную клетку. Точку зрения Linskens разделили J. van Went (1970), а также W. Jensen (1972). Эта гипотеза вполне согласуется с данными электронно-микроскопических и микрокинематографических исследований процесса оплодотворения у ряда водорослей, и в частности плазмогамии у *Oedogonium cardiacum* (Hoffman, 1973). Оказалось, что для полного слияния протопластов гамет достаточно в среднем 30.5 с. Этим и объясняется, видимо, ограниченность данных для ультраструктурного анализа процесса сингамии на фиксированном материале, в особенности у цветковых растений. В свете современных представлений наиболее вероятным способом объединения гамет у цветковых растений является плазмогамия. Это означает присутствие отцовских пластид в зиготе по крайней мере на начальных этапах зиготогенеза. Подтверждением такого предположения являются убедительные электронно-микроскопические снимки пластид и митохондрий мужских гамет в зиготе у *Oenothera* и *Plumbago*, о которых говорилось выше.

Информация о генезисе пластид в ходе деления зиготы и эмбриогенеза цветковых растений еще более ограничена. Известно, что зародыш многих цветковых растений содержит хлорофилл (Яковлев, Жукова, 1973; Yakovlev, Zhukova, 1980). Это означает, что в ходе эмбриогенеза у одних видов в клетках зародыша дифференцируются хлоропласты (хлороэмбриофиты), а пластидом зародыша других видов представлен только лейкопластами (лейкоэмбриофиты). Иными словами, в эмбриогенезе цветковых растений наблюдаются различия по типу пластид зародыша. Известно также, что заключенные в пластидах единицы наследственности не только контролируют биогенез и функции самих пластид, но и влияют на многие стороны онтогенеза растительного организма (Сэджер, 1975; и др.). Исследования в области гибридизации отчетливо продемонстрировали влияние пластид и на жизнеспособность гибридных зародышей (Tilney-Bassett, 1970b; Ashley, 1972). В связи с проблемой генезиса пластидома зародыша цветковых растений большое значение приобретают достоверные данные о структуре пластид яйцеклетки и спермия и их судьбе в ходе эмбриогенеза.

Пластиды гамет

Пластиды яйцеклетки. При сравнительном анализе ультраструктуры яйцеклетки различных цветковых растений многими исследователями отмечено наличие довольно значительных вариаций ее структуры, как, впрочем, и всех других клеток зародышевого мешка (Васильев, Плиско, 1971; Jensen, 1972; Johri, Bhatnagar, 1973; Kapil, 1974; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; Кордюм и др., 1980; Erdelská, 1981; Tilton, 1981; Willemse, van Went, 1984; Банникова и др., 1985; Rodkiewicz, Bednara, 1986; Плющ, 1991; и др.). К этому можно добавить, что наблюдаются определенные различия и в ультраструктуре пластид яйцеклетки исследованных видов. Так, пластиды яйцеклетки *Aconitum napellus* L. (Жукова, Соколовская, 1978) характеризуются исключительно неправильной формой, наличием глубоких инвагинаций оболочки в тело пластид. Эти пластиды характеризуются также формированием концентрических мембранных образований. Для лейкопластов яйцеклетки *Epidendrum scutella* характерны ассоциации с ЭР (Cocucci, Jensen, 1969). У *Gossypium hirsutum* L. в амилопластах яйцеклетки наблюдаются отложения фитоферритина и вещества неизвестной природы в виде нескольких сферических телец (Jensen, 1968).

Вместе с тем выявляются и общие черты в структуре пластид яйцеклетки цветковых растений. Согласно K. Dahlgren (1927, 1939), пластиды яйцеклетки многих цветковых растений накапливают запасные углеводы в виде крахмала (исследовано свыше 200 видов из 70 семейств). Этот список расширяется благодаря работам современных эмбриологов (см. Сравнительная..., 1981—1990), в особенности по ультраструктуре амилопластов яйцеклетки (см. Tilton, 1981). К работам, перечисленным в обзоре V. Tilton (1981), следует добавить работы других авторов (Mikulska, Rodkiewicz, 1967; Плиско, 1971; Jalouzot, 1975; Bednara, 1977; Кордюм и др., 1980; Zhukova, 1981; Жукова, 1982, 1983; Savina, Zhukova, 1983; Плющ, 1989а; и др.). Лишь у отдельных видов в пластидах яйцеклетки не обнаружен крахмал. Это *Crepis capillaris* (L.) Wallr. (Герасимова-Навашина, Гуляев, 1973), *Cytinus hypocistis* L. (Ponzi, Pizzolongo, 1976), *Aconitum napellus* L. (Жукова, Соколовская, 1978; Жукова, 1983), *Agave parryi* Engelm. (Tilton, Mogensen, 1979), *Ornithogalum caudatum* Ait. (Tilton, 1981), *Nicotiana rustica* (Плющ, 1989б). Сравнительный анализ ультраструктуры пластид яйцеклетки у более чем 40 видов (по данным литературы и собственных наблюдений) позволил прийти к заключению, что пластиды яйцеклетки цветковых растений представлены лейкопластами. У подавляющего большинства исследованных видов это амилопласты. Форма пластид яйцеклетки амебоидная. Центральная часть внутренней мембранной системы пластид развита очень слабо (в строме встречаются лишь отдельные тилакоиды); периферическая, напротив, наблюдается у многих растений в виде периферического пластидного ретикулума. У многих видов в строме пластид, которая, как правило, очень плотная, отмечено наличие рибосом и пластоглобул. Пластиды концентрируются главным образом вокруг ядра яйцеклетки. В ходе дифференциации яйцеклетки цветковых растений не отмечено каких-либо признаков элиминации пластид, их редукции, как и новообразований. Напротив, пластиды проявляют все признаки метаболической активности, и прежде всего запасающей функции. Хлоропласты в яйцеклетке цветковых растений не обнаружены, в том числе и у хлороэмбриофитов. Этим она отличается от яйцеклетки многих водорослей (см. обзор Whatley, 1982) и некоторых высших растений, в частности моховидных (Bauer, 1942), папоротника *Marsilea vestita* (Ferrand et al., 1985) и др.

Для решения задач, связанных с проблемой генезиса пластидома зиготы, необходимо обратить особое внимание не только на тонкую организацию пластид, но и на те черты ультраструктуры, которые характерны для яйцеклетки всех или большинства исследованных видов. Яйцеклетка, как известно, специализирована к выполнению таких специфических функций, как восприятие

спермия, объединение с ним и подготовка к делению, т. е. к переходу нового организма от одноклеточной стадии своего существования к многоклеточной (через фазу проэмбрио). Яйцеклетку цветковых растений рассматривают как высокоспециализированную клетку (Герасимова-Навашина, 1971). Сравнительный анализ ее ультраструктуры подтверждает правомерность такого рассмотрения. К числу показателей ее высокой структурной и функциональной специализации относится своеобразное сочетание таких ультраструктурных признаков, как наличие амилопластов, характерных в большинстве случаев для запасающих тканей (лейкопласты без крахмала лишь у отдельных видов), сильное развитие хондриома и вакуома, слабое развитие ЭР и аппарата Гольджи, обилие рибосом. В ходе дифференциации яйцеклетки создаются не только ее полярность, но и высокий энергетический потенциал, а также временное резервирование запасных веществ (крахмал амилопластов, липидные включения) и, возможно, растворимых метаболитов в вакуоме (Жукова, 1983). В ходе слияния гамет происходит трансформация двух объединяющихся протопластов с гаплоидными геномами в единый протопласт с диплоидным геномом. Очень мало, однако, известно о том, в чем заключается эта трансформация и ограничена ли она преобразованием только ядерного генетического материала.

Спермий и проблема его апластидного (либо апопластидного) состояния у некоторых цветковых растений. Вопрос о структуре пластидома мужских гамет цветковых растений принадлежит к числу интереснейших и мало разработанных проблем современной эмбриологии. Согласно R. Hagemann и M.-B. Schröder (1981, 1983, 1989), существует несколько типов распределения пластид в ходе развития пыльцевого зерна. У первой группы (большинство) видов при делении микроспоры пластиды не попадают в генеративную клетку, вследствие чего оба спермия также лишены пластид. Это является основой однородительского (материнского) наследования пластидных признаков. У некоторых видов (вторая группа) отмечено неравное распределение пластид при делении микроспоры: в генеративной клетке пластид оказывается меньше, чем в вегетативной. В дальнейшем в результате их деградации спермии оказываются апластидными. Таким видам также свойственно материнское наследование. У третьей группы пластиды спермиев исключаются в процессе сингамии. У четвертой группы видов почти равное распределение пластид между вегетативной и генеративной клетками. Такие растения имеют двуродительское наследование пластид.

В самом деле, в генеративной клетке целого ряда цветковых растений пластиды не обнаружены (см. обзор Schröder, 1985). При сопоставлении различных литературных данных по проблеме, однако, выявляются отдельные противоречия (см. таблицу). Так, у *Phaseolus vulgaris* L. отмечены случаи двуродительского наследования пластид, но в спермиях этого вида пластиды не обнаружены (Whatley, 1982). По данным Went (1984), генеративные клетки *Impatiens walleriana* Hook. f. и *I. glandulifera* Royle апластидные, однако у *I. glandulifera* установлено двуродительское пластидное наследование (Sears, 1980), а в зиготе этого вида отмечено наличие отцовских пластид (Richter-Landmann, 1959) и т. д. Известно, что в ходе микро- и мегаспорогенеза цветковых растений пластиды и митохондрии подвергаются преобразованию (упрощению структуры), именуемому дедифференциацией (Maruyama, 1968; Dickinson, Heslop-Harrison, 1977; De Boer-de Jeu, 1978; Russell, 1979; Sheffield, Bell, 1979; Thomson, Whatley, 1980; Vijayaraghavan, Karuna Bhatia, 1985; и др.), а в ходе формирования и созревания генеративной клетки пыльцевого зерна — преобразованию, именуемому изменением органелл (Vaughn, 1981), а иногда и дегенерацией пластид (Schröder, 1985). При спермиогенезе этот процесс продолжается и приводит к преобразованию пластид в простейшие формы, что чрезвычайно затрудняет их выявление в цитоплазме мужских гамет. Так, например, в цитоплазме спермиев

Сопоставление отдельных имеющихся в литературе генетических и цитологических данных о передаче отцовских пластид в процессе сингамии (в связи с проблемой определения типа пластидной наследственности у цветковых растений)

Объект	Тип наследования пластид	Генеративная клетка	Спермий	Зигота	Литературный источник
Antirrhinum majus L.	М/Д	—		—/+	Diers, 1971; Hagemann, 1981
Beta vulgaris L.	М	+	—		Hoefert, 1969
Brassica oleracea L.			—		Dumas et al., 1985
Gossypium hirsutum L.	М	—	—	—	Jensen, Fisher, 1968a, b; Jensen, 1972
Eleocharis palustris Roem. et Schult.			—		Carniel, 1972
Hordeum vulgare L.	М	—	—		Cass, Karas, 1975 («зрелые» пластиды не обнаружены)
	М	+			Mlodzianowski, Idzikowska, 1980
Impatiens glandulifera Royle	Д	+	+	+	Richter-Landmann, 1959
	Д	—			Van Went, 1984
Lilium regale Wils.			+		Кордюм и др., 1980
Linum usitatissimum L.		+	+		B. Vazart, 1969; J. Vazart, 1970
Lycopersicon esculentum Mill	М	—			Hagemann, 1981 (см. эл.-микр. снимки — видны пластиды)
Matthiola bicornis L.		+	+		Tarasenko, 1990
Medicago sativa L.	Д		+		Zhu et al., 1990
Oenothera erythrosepala Borbas	Д			+	Meyer, Stubbe, 1974
O. hookeri Torr. et Gray.	Д	+	+		Diers, 1963
Pelargonium zonale Ait.	Д	+	+	+	Lombardo, Gerola, 1968; Khera, 1975 (цит. по: Hagemann, 1981); Hagemann, 1981
Phaseolus vulgaris L.	Д*		—		Whatley, 1982
Plumbago zeylanica L.	Д		+	+	Russell, 1980, 1983
Secale cereale L.	Д	+			Hagemann, 1981
	Д		—		Karas, Cass, 1976
×*Triticale* Müntz.			+		Schröder, 1983
Triticum aestivum L.	М	+			B. Vazart, 1978
	М	—			Hagemann, 1981
Zea mays L.	М		+		
	М		—		Mogensen et al., 1990

Примечание. М — однородительское (материнское), Д — двуродительское наследование пластид (см. Conde et al., 1979; Kirk, Tilney-Bassett, 1978: Sears, 1980; Corriveau, Coleman, 1988). * Нерегулярные случаи указанного типа пластидной наследственности; «+» и «—» — обнаружение (+) или необнаружение (—) пластид в указанных клетках. Отсутствие знака — нет данных. Полужирным шрифтом выделены виды, исследованные на серийных срезах.

ряда видов описаны органеллы, окруженные двойной мембраной; они очень однообразны по форме и размерам; слабо выраженная внутренняя структура не позволяет с уверенностью идентифицировать их как пластиды или как митохондрии. Основываясь на некоторых показателях, авторы склонны все же считать их митохондриями, отрицая тем самым наличие пластид в спермиях этих видов. Среди органелл, рассматриваемых как митохондрии, могут, однако, находиться и пластиды, которые трудно отличить от митохондрий из-за высокой степени упрощения ультраструктуры тех и других. Обнадеживают данные о наличии пластид в цитоплазме спермиев и зигот ряда видов, морфологическая идентификация которых оказалась возможной при стандартных методиках электронной микроскопии (Vazart, 1970; Meyer, Stubbe, 1974; Chebotaru, 1978; Russell, 1980; Кордюм и др., 1980; Hagemann, 1981; Тарасенко и др., 1988; Батыгина, Яковлев, 1990, см. эл.-микр. снимки С. С. Татинцевой; Tarasenko,

1990). Противоречия в решении вопроса о непрерывности мужских пластид во многом связаны с методическими трудностями выявления органелл, подвергшихся крайней степени упрощения структуры, в ничтожно малом объеме цитоплазмы спермиев. Необходимы поиски маркеров таких пластид. Не нашло еще широкого применения исследование пластидома гамет и зигот на серийных срезах.

Итак, мужские гаметы многих цветковых растений не апластидны. Попадают ли пластиды спермиев таких растений в яйцеклетки при оплодотворении, и если попадают, то что происходит с пластидами обеих гамет при объединении последних?

Пластиды зародыша

Развитие зародыша рассмотрено нами в свете представлений, согласно которым зародыш проходит через три основные фазы развития — зиготную, проэмбриональную и эмбриональную; границей между последними является выделение эмбриодермы (Яковлев, 1981). Цитологические основы генезиса пластид в ходе зиготогенеза практически не разработаны. В эмбриологической литературе, касающейся ультраструктуры зигот, какого-либо диморфизма их пластид не отмечено. Исключение составляют единичные работы, о которых будет сказано далее. В некоторых обобщающих работах пластиды зиготы (как и развивающейся яйцеклетки) цветковых растений классифицированы как эопласты — одна из форм пропластид (Thomson, Whatley, 1980). Это мелкие пластиды, сферической формы, с плотной стромой, иногда с мелкими пластоглобулами и фрагментами тилакоидов. Вместе с тем в зиготе многих цветковых растений описаны амилопласты, сходные по своей ультраструктуре с амилопластами запасающих тканей (Van Went, 1970; Ashley, 1972; Newcomb, 1973; Meyer, Stubbe, 1974; Яковлев, Чабан, 1979; Кордюм и др., 1980; Russell, 1980; Wilms, 1981; Zhukova, 1981; Жукова, 1982). Имеющиеся материалы позволяют прийти к заключению, что пластиды зиготы относятся к лейкопластам (в подавляющем большинстве случаев — амилопластам). Электронно-микроскопическими исследованиями не установлено ни одного случая наличия хлоропластов в зиготе цветковых растений, включая и хлороэмбриофиты. Ни нами, ни другими исследователями не обнаружено также никаких признаков разрушения или новообразования пластид. Напротив, установлено увеличение числа (см. обзор Natesh, Rau, 1984) и некоторое возрастание относительного объема пластид в зиготе (Гвилава, 1987).

Слабо освещенным остается и вопрос о структуре и генезисе пластид зародыша, а некоторые из имеющихся материалов противоречивы. Так, например, в одной из последних сводок по вопросам генезиса пластид в жизненном цикле высших растений отмечено, что пластиды зародыша семян представляют собой обычно пропластиды (Possingham, 1980). Вместе с тем в зародыше формирующегося семени многих цветковых растений описаны не только амилопласты, но даже хлоропласты, характеризующиеся амебоидной формой и снабженные у некоторых видов суперgranами (Яковлев, Жукова, 1973; Жукова, 1975а, б, 1979; Pret'ová, 1977, 1978; Яковлев, Чабан, 1979; Yakovlev, Zhukova, 1980; Casadoro et al., 1980; Жукова, Драгунова, 1980; и др.). Исходя из анализа опубликованных в этих работах материалов (свыше 1000 видов), а также данных, приведенных в «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (1981—1990), можно сделать заключение о том, что свойство хлорофиллоносности характеризует виды с крупным расчлененным зародышем (представители *Convolvulales, Capparales, Fabales, Geraniales, Malvales, Plumbaginales, Rhamnales, Tropaeolales, Aceraceae, Asclepiadaceae, Celastraceae, Cornaceae, Dipsacaceae, Linaceae, Nyctaginaceae, Simaroubaceae, Violaceae* и др.). Эта корреляция, однако, не является полной. Представители *Asterales, Balsaminales, Cucurbitales, Rosales, Thymelaeales, Caryophyllaceae, Onagraceae, Solanaceae* и др., имея крупный расчлененный за-

родыш, не являются хлороэмбриофитами. Виды же с относительно небольшим слабо дифференцированным зародышем, составляющим лишь часть семени с обильным эндоспермом (например, представители *Dilleniales, Paeoniales, Papaverales, Ranunculales*), и виды с нерасчлененным зародышем (*Orchidaceae*) являются лейкоэмбриофитами (хлороэмбриофиты среди них достоверно не установлены). У подавляющего большинства хлороэмбриофитов свойством хлорофиллоносности обладают прежде всего семядоли зародыша [они могут быть названы хлороэмбриофитами первого (основного) типа]. У видов лотоса (Яковлев, Жукова, 1973) и представителей сем. *Ceratophyllaceae* (Netolitzky, 1926; Батыгина, Шамров, 1981) зеленой окраской обладает только почечка зародыша, а семядоли бесцветные — это хлороэмбриофиты второго типа. Хлорофиллоносность зародыша сохраняется с момента ее появления и на протяжении всего последующего процесса его развития, «совпадая с периодом наиболее активной синтетической деятельности развивающегося зародыша...» (Яковлев, Жукова, 1973 : 50). Это подтверждено прижизненными исследованиями эмбриогенеза 29 видов сем. *Malvaceae* (Камалова, Абуховская, 1986).

Хлороэмбриофиты — прекрасный объект для изучения особенностей развития пластидома зародыша в ходе эмбриогенеза, поскольку хлоропласты являются естественно «мечеными» пластидами. По нашим данным, у хлороэмбриофитов первого типа зелеными становятся не только семядоли, но и весь зародыш в целом (*Acer negundo* L., *A. platanoides* L., *A. tataricum* L., *Geranium gracile* Ledeb., *G. pratense* L., *G. sanguineum* L., *Alcea rosea* L., *Iberis umbellata* DC., *Valeriana officinalis* L.). На заключительных этапах органогенеза у ряда хлороэмбриофитов происходит обесцвечивание отдельных или всех тканей осевой части зародыша (*Brassicaceae, Fabaceae, Scrophulariaceae* и др.). Это свидетельствует о дифференцированном состоянии пластидома зародыша у таких хлороэмбриофитов в указанный период эмбриогенеза. При созревании и обезвоживании семени у большинства хлороэмбриофитов бесцветными становятся и семядоли зародыша; их хлоропласты трансформируются в лейкопласты (Жукова, 1968; Яковлев, Жукова, 1973; Zhukova, 1981). Утвердившееся в анатомической литературе мнение о том, что пластиды зародыша и, в частности, семядолей являются пропластидами (Hinchman, 1972; Possingham, 1980; и др.), основывается, скорее всего, на наблюдении пластид зародыша в зрелом семени, претерпевших упрощение структуры перед его созреванием.

В проэмбриональной фазе эмбриогенеза пластиды зародыша всех до настоящего времени исследованных цветковых растений представлены только лейкопластами; хлоропласты в проэмбрио не обнаружены, в том числе и у хлороэмбриофитов (Engleman, 1966; Schulz, Jensen, 1968; Deschamps, 1969; Ashley, 1972; Newcomb, 1973; Жукова, 1978; Жукова, Савина, 1978; Яковлев, Чабан, 1979; Mlodzianowski, Idzikowska, 1980; Vallade, 1980; Zhukova, 1981; Wilms, 1981; Mansfield, Briarty, 1991; и др.). Не наблюдается хлоропластов и в начальных фазах развития зародыша у *Iberis umbellata*. Сравнительное исследование эмбриогенеза различных хлороэмбриофитов первого типа показало, что бесцветный в первоначальных фазах развития пластидом зародыша при переходе от шаровидной к сердечковидной стадии приобретает новые свойства, выражающиеся в способности зародыша хлороэмбриофитов становиться полностью хлорофиллоносным. В деталях это показано у *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968), *Pelargonium hortorum* (Khera, Tilney-Bassett, 1976), *Reseda lutea* (Яковлев, Чабан, 1979), *Alcea rosea* (Zhukova, 1981). Пластиды зародыша лейкоэмбриофитов с расчлененным зародышем в этот период также претерпевают изменения в ультраструктуре, оставаясь при этом лейкопластами (см. Newcomb, 1973).

Поскольку в период заложения бугорков семядолей лейкопласты у хлороэмбриофитов уже становятся хлоропластами, вполне логично связать начало кардинальных преобразований в ультраструктуре пластидома зародыша с переходом от проэмбриональной фазы к эмбриональной фазе эмбриогенеза. Начало

этого процесса, в понимании М. С. Яковлева (1981), наступает с выделением эмбриодермы. Этот период является, по всей вероятности, переломным моментом и в биогенезе пластид зародыша. Только после него на первых этапах органогенеза (со стадии сердечковидного зародыша) у исследованных хлороэмбриофитов наблюдается первое в их онтогенезе появление хлоропластов. Дифференциация хлоропластов — процесс, для осуществления которого требуется определенное время. Этим, возможно, и объясняется тот факт, что цитологически выявляемые хлоропласты появляются в зародыше хлороэмбриофитов не сразу после выделения в нем эмбриодермы, а несколько позже. Период их дифференциации, таким образом, совпадает по протяженности с периодом трансформации раннего шаровидного зародыша (с выделившейся эмбриодермой) в сердечковидный.

Пластидная наследственность и возможные механизмы ее осуществления

Разрабатываемая концепция постепенной в историческом аспекте элиминации пластид мужских гамет из пластидома растения еще не может ответить на многие неясные вопросы. Гипотетическими остаются такие предполагаемые факторы становления однородительской пластидной наследственности, как: 1) физические барьеры, препятствующие вхождению отцовских пластид в яйцеклетку; 2) факторы гибели отцовских пластид в зиготе в случае попадания в нее; 3) различия в скорости деления у материнских и отцовских пластид в зиготе и на начальных стадиях эмбриогенеза; 4) механические факторы, препятствующие попаданию отцовских пластид в апикальную (как правило, меньшую) клетку 2-клеточного проэмбрио при асимметричном делении зиготы, и другие факторы.

Привлекаемые для подтверждения этой концепции факты могут иметь и альтернативное толкование. Так, обнаруженные в генеративной клетке пыльцевого зерна *Fritillaria* и *Hosta* пластиды рассматривают как дегенерирующие, и на этом основании тип пластидной наследственности исследованных видов определяют как материнский (Schröder, 1985). Упрощение структуры органелл еще не означает их редукции с последующим полным исключением. Исследование онтогенеза растительного организма убеждает в том, что, например, пластиды с неярко выраженной структурой, типа так называемых пропластид, широко распространены в качестве структурных компонентов вполне дифференцированных клеток и тканей (Данилова, 1974). Пластиды генеративных клеток могут, претерпев структурные преобразования, остаться в протопласте и при этом сохранить свою генетическую активность. Структурные преобразования мужских пластид в зиготе некоторых водорослей также не могут быть однозначно признаны показателем их элиминации путем деградации. Именно этим можно объяснить то, что у *Ulva mutabilis*, например, постулирована дезинтеграция пластиды из мужской гаметы, а поведение пластиды у *Ulva lactuca* трактуется как слияние с материнской пластидой (см. обзор Whatley, 1982). Еще труднее проследить эти процессы у цветковых растений по причинам, о которых будет сказано далее.

В тех случаях, когда элиминация органелл, содержащих ДНК, действительно имеет место, механизм ее очевиден. Так, например, имплантированные митохондрии исключаются из чужеродной цитоплазмы путем заключения их в автофагические вакуоли (Машанский и др., 1973). Дезинтеграция оставшихся сегментов слипшихся плазмалемм в момент слияния гамет происходит путем их везикуляции (Russell, 1983; Görtz, Wiemann, 1989). Подобных показателей дезинтеграции пластид не отмечено ни на одном из этапов онтогенеза, на которых ее предполагают, не только при созревании генеративной клетки, но и в ходе спермиогенеза, зиготогенеза и эмбриогенеза. В результате исследования развития зиготы *Oenothera* (на серийных срезах) B. Meyer и W. Stubbe (1974) пришли к

заключению, что материнские (крупные, с крахмалом) и отцовские (мелкие, без крахмала) пластиды различимы в зиготе только в ранний период ее развития. Указанные различия постепенно становятся менее явными. Последующую судьбу пластид обоих типов им проследить не удалось. Нет указаний и на дезинтеграцию части пластид.

Участие мужских пластид в процессе двойного оплодотворения у ряда видов тем не менее установлено. Попадание отцовского пластома в яйцеклетку и(или) клетки зародыша и взрослого организма показано цитологически или путем генетического анализа у 66 видов 19 родов из 16 семейств цветковых растений (см. Richter-Landmann, 1959; Dahlgren, 1962; Sears, 1980; Russell, 1980, 1983; Vaughn, 1981; Corriveau, Coleman, 1988). Таким образом, по крайней мере у указанных видов отцовские пластиды попадают в яйцеклетку в процессе сингамии, несмотря на то что они не были обнаружены в генеративных клетках при микроскопическом исследовании некоторых из этих растений, например представителей *Balsaminaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Poaceae, Solanaceae*. Не исключено, что примененные цитологические методики оказались неадекватными и не позволили выявить пластиды в протопласте генеративных клеток. У большинства же цветковых растений участие мужских пластид в становлении пластидома спорофита либо остается совершенно неизученным, либо является спорным. Так, у некоторых видов, у которых тип наследования пластид определен как материнский, известны случаи реализации в фенотипе информации отцовского или смешанного пластома (например, у двух видов *Chlorophytum*, см. Schröder, 1985; у *Fagopyrum esculentum* Moench, *Solanum tuberosum* L. и др., см. Corriveau, Coleman, 1988). Установлены факты двуродительского наследования хлоропластов и у хламидомонады (Gillham, 1978), в зиготе которой постулирована элиминация мужской ДНК (Kuroiwa et al., 1982; и др.). Не случайно наряду с концепцией «физического исключения» пластид мужских гамет появилась гипотеза «изменения органелл» («organelle alteration», Vaughn, 1981) и др. Современные исследования, подтверждающие наличие цитоплазмы у мужских гамет, «разбивают представление о монопольном значении ядерного вещества в наследственности и половом процессе» (Баранов, 1955 : 354).

Вполне вероятно, что гаметы специализированы к осуществлению не только слияния двух различных геномов, но и к объединению других компонентов их генетической системы, в частности пластомов. Одним из возможных механизмов реорганизации пластома нового поколения может служить попарное слияние в зиготе пластид яйцеклетки и спермия (Zhukova, 1981). Объединенный пластом может проявлять активность как по двуродительском типу пластидной наследственности, так и по материнскому (отцовский пластом может быть репрессирован). Такое представление делает понятным отдельные случаи проявления мужских пластидных признаков в фенотипе при материнском типе наследования. От сбалансированности взаимодействия всех компонентов генетической системы зиготы (и затем зародыша в проэмбриональной фазе эмбриогенеза) во многом зависит дальнейший ход становления пластидома нового растительного организма.

Возможность универсального цитологического механизма поведения пластид в ходе зиготогенеза и образования проэмбрио у цветковых растений подтверждается и фактами слияния не только хлоропластов гамет в процессе зиготогенеза хламидомонады (Cavalier-Smith, 1970; Ладыгин и др., 1975; Семенова и др., 1979; и др.) и других водорослей (обзор Whatley, 1982), но и лейкопластов (Gaffal, 1978). Значительная разница в числе пластид у мужских и женских гамет цветковых растений (Richter-Landmann, 1959; Meyer, Stubbe, 1974) не противоречит такому предположению. Количественное преобладание материнских пластид может быть связано как с обеспечением большей эффективности в слиянии всех привнесенных мужских пластид с женскими, так и с полифункциональностью материнских пластид. «Неоплодотворенные» материнские

пластиды, не способные, как можно предположить, к делению, постепенно расходуя запасы крахмала в ходе зиготогенеза и развития проэмбрио, не возобновляются. Что же касается слившихся пластид, то только они, вероятно, способны к делению и потому становятся исходным набором для формирования пластидома зародыша и, следовательно, всего взрослого организма.

Эволюционные аспекты проблемы пластидной наследственности

На примере эволюции гамет растительных организмов хорошо видна сопряженность эволюции этих клеток с эволюцией их пластид. У водорослей пластиды обеих гамет — это относительно крупные, сложно устроенные, полифункциональные органеллы. Однако у водорослей уже отмечены различные преобразования пластид, особенно мужских, в ходе половой репродукции (см. обзоры Granick, 1961; Жукова, 1975а; Whatley, 1982; и др.). Выявлено также большое разнообразие в поведении пластид у водорослей различных таксонов. Это может свидетельствовать о наличии целого веера различных способов передачи плазмида новому поколению, что послужило материалом для отбора в эволюции этого процесса в растительном царстве.

Одним из возможных направлений эволюционного преобразования механизмов наследственной передачи пластома считают постепенную элиминацию пластид мужских гамет из пластидома растения. При этом подчеркивают, что чем более высокое положение в эволюционном ряду занимает таксон, тем на более ранней стадии жизненного цикла его представителей включаются механизмы, направленные на элиминацию отцовских пластид и определяющие материнский тип пластидной наследственности. Тем не менее у злаков, например, мужские гаметы содержат пластиды (см. таблицу); они лишь предельно упрощены в структурном отношении. Отмечено попадание отцовского пластома в яйцеклетку и у представителей семейств *Plumbaginaceae* и *Polygonaceae* (Sears, 1980). Не в пользу представлений об элиминации пластид мужских гамет у большинства водорослей и высших растений свидетельствует и большое разнообразие способов предполагаемой элиминации отцовских пластид, что нуждается, безусловно, в объяснении. Одним из таких объяснений стало предположение о неоднократном в эволюции растительного царства становлении материнского типа наследования пластид (Sears, 1980).

Фактический материал, которым располагают ботаники к настоящему времени, допускает и иное толкование. Известные у водорослей модели поведения пластид при половой репродукции сводятся к двум основным способам — дезинтеграции пластид (или части пластид) одной из гамет или слиянию пластид женской и мужской гамет.

По мнению S. Ogawa (1982, 1988), разница между этими способами при материнском наследовании состоит лишь в масштабах дезинтеграции, идет ли она на уровне хлоропласта или на уровне ДНК хлоропласта. В зиготе цветковых растений в отличие от водорослей каких-либо признаков дезинтеграции пластид не выявлено. Вполне возможным направлением эволюции стала универсализация процесса передачи пластома. Уже неоднократно высказывалась мысль о том, что различные подтипы бесхлорофилльных пластид в историческом плане являются производными хлоропластов (Любименко, 1916; Жукова, 1975а; Thomson, Whatley, 1980; Whatley, 1981). Пластидом гамет и зародыша в зиготной и проэмбриональной фазах эмбриогенеза всех цветковых растений (а у лейкоэмбриофитов — и на всех последующих стадиях развития эмбриональной фазы) также, по-видимому, утратил способность к синтезу хлорофилла в эволюционном процессе. Это связано, скорее всего, с ограничением его функций и специализацией к обеспечению в первую очередь непрерывности пластид и к передаче их в ходе половой репродукции новому поколению. В результате

дивергентной эволюции гамет цветковых растений (утративших свободноживущий образ жизни) различный характер эволюционных преобразований претерпели и их пластиды. В отличие от яйцеклетки в спермиях произошло значительное сокращение числа пластид, уменьшение их размеров и упрощение ультраструктуры. Особенностью спермиогенеза стало упрощение пластид, единственной функцией которых, по-видимому, осталась генетическая. Работы нового направления по искусственному переносу генов из пластид и митохондрий в ядро клетки (см. Nagley, Devenish, 1989), возможно, помогут ботаникам в поисках ответа на вопрос об эволюционных причинах сохранения отдельных геномов в органеллах.

Заключение

Изучение структуры и развития пластид зародыша различных таксонов цветковых растений (Жукова, 1968, 1975б, 1979, 1982, 1983; Yakovlev, Zhukova, 1980; Zhukova, 1981; и др.), а также сопоставление результатов собственных исследований с литературными данными позволили прийти к следующему заключению. Пластиды гамет не только лейко-, но и хлороэмбриофитов представлены лейкопластами (в яйцеклетке — преимущественно амилопластами). В зародыше в зиготной и проэмбриональной фазах эмбриогенеза (по: Яковлев, 1981) всех до настоящего времени исследованных цветковых растений (включая хлороэмбриофиты) хлоропласты также не обнаружены. В эмбриональной фазе развития зародыша у одних видов в клетках зародыша образуются хлоропласты (хлороэмбриофиты), а пластидом зародыша других видов представлен только лейкопластами (лейкоэмбриофиты). Хлорофиллоносность при этом встречается только у видов с крупным расчлененным зародышем. Среди хлороэмбриофитов следует выделить хлороэмбриофиты первого (основного) типа, у которых свойством хлорофиллоносности обладают прежде всего семядоли зародыша, и хлороэмбриофиты второго типа, зеленую окраску у которых имеет только почечка зародыша, а семядоли ахлорофильны (например, у представителей *Nelumbonaceae*). Первое появление хлоропластов у хлороэмбриофитов как первого, так и второго типа отмечено в эмбриональной фазе развития зародыша. Данные о первом появлении хлоропластов в зародыше хлороэмбриофитов в определенный период эмбриогенеза являются одним из показателей наличия строгой упорядоченности в процессе становления пластидома этих растений.

Только в процессе перехода зародыша от шаровидной к сердечковидной стадии развития пластиды хлороэмбриофитов первого типа приобретают способность трансформироваться в хлоропласты in situ.

Вопрос о судьбе пластид мужских гамет в процессе двойного оплодотворения и эмбриогенеза остается дискуссионным. Несмотря на то что среди зеленых водорослей и наземных растений отмечено преобладание материнского наследования пластид, факторы, вызывающие это явление, и его механизмы остаются во многом неясными. В спермиях ряда цветковых растений достоверно установлено наличие пластид. Выявлено (генетически) и двуродительское наследование пластидных признаков. Оно обнаружено у представителей *Clusiaceae, Ericaceae, Fabaceae, Geraniaceae, Lamiaceae, Liliaceae, Onagraceae, Poaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae.* Между тем у ряда видов (*Antirrhinum majus* L., *Epilobium angustifolium* L., *Fagopyrum esculentum* Moench, *Solanum tuberosum* L.) методом эпифлуоресцентной микроскопии пластидная ДНК в генеративных клетках и(или) спермиях пыльцевых зерен не обнаружена (Corriveau, Coleman, 1988). Эти и вышеприведенные факты дают основание рассматривать вопрос о выпадении пластид мужских гамет в эволюции растительного царства с эмбриологических и цитологических позиций как дискуссионный. Не исключено, что пластиды являются обязательным компонентом протопласта мужских гамет у многих цветковых

растений, что неизбежно приводит к гетерогенности пластидома их зиготы после плазмогамии. Пусковым механизмом формирования исходного (=инициального) набора пластид особи нового поколения может служить попарное слияние мужских и женских пластид в процессе зиготогенеза. В проэмбриональной фазе, по-видимому, идут процессы, качественные и количественные аспекты которых еще предстоит выяснять. Преобразования, определяющие тип пластидной наследственности, могут происходить при этом на уровне пластомов с возможно полной или частичной репрессией мужского пластома. Этим могут объясняться нередкие случаи проявления отцовских пластидных признаков в фенотипе растений, тип пластидной наследственности которых определен как материнский. Трансмиссия пластид, как нам представляется, пролонгирована и заключается не столько в обеспечении попадания мужских пластид в яйцеклетку, сколько в упорядочении процесса становления однотипности пластид нового организма в ходе полового процесса и начальных этапов эмбриогенеза, т. е. в период, предшествующий формированию расчлененного зародыша. Сказанное является, по нашему мнению, еще одним подтверждением правомерности выделения в эмбриогенезе цветковых растений не только проэмбриональной фазы как особой фазы развития зародыша, но и зиготной (по: Яковлев, 1981).

В решении проблем наследования пластид и выявления механизмов его реализации большую роль могут сыграть сравнительные исследования по установлению наличия или отсутствия пластид в спермиях различных таксонов цветковых растений. Большую помощь при этом может оказать применение техники серийных срезов для пространственной реконструкции мужских гамет или исследования последних с помощью высоковольтной электронной микроскопии. Необходимы также поиски маркеров пластид для идентификации их среди митохондрий в спермиях с упрощенной ультраструктурой тех и других, уточнение критериев деградации пластид, для чего съемку органелл следует производить при бо́льших (свыше ×15 000) увеличениях, чем те, которые практикуются в настоящее время. Исследователи, работающие на уровне нуклеоидов пластид методом флуоресцентной микроскопии, также столкнулись с методологическими проблемами. Эта методика позволяет осуществить лишь тотальную идентификацию нуклеоидов протопласта — пластид и(или) митохондрий (см. Miyamura et al., 1987). Совершенно неясными следует признать предполагаемые факторы, регулирующие предпочтительную дезинтеграцию именно отцовских пластид (или ДНК) в тех случаях, когда это проявляется по признакам-индикаторам (по другим, нерегистрируемым, признакам, которые остаются пока вне поля зрения исследователей, картина может быть противоположной). Одной из проблем современной эмбриологии и цитологии растений является возможная специфичность поведения пластид в генеративной фазе онтогенеза. Пластиды гамет, именуемые часто пропластидами, не тождественны пропластидам меристем. Первые входят в состав протопласта с гаплоидным геномом, а вторые — с диплоидным. В процессе гаплоидизации генома отмечены радикальные преобразования не только в ядре, но и в других компонентах протопласта, включая пластиды и митохондрии. Возникает вопрос, не затрагивают ли они и плазмиды мега- и микроспор. Это не нашло отражения в существующих схемах онтогенетического взаимопревращения пластид. Актуальными остаются также вопросы: 1) насколько широко распространено среди цветковых растений неравное распределение пластид при делении микроспоры (по типу 1; Hagemann, 1981); 2) могут ли преобразования, определяющие тип пластидной наследственности, и у цветковых растений происходить не только на уровне пластид, но первоначально в их зиготе после объединения пластомов гамет на уровне ДНК, а затем на ранних фазах эмбриогенеза на уровне пластид. Ответы на эти вопросы могут оказаться полезными и для решения некоторых вопросов эволюции не только цветковых растений, но и растительного царства в целом. Хвойные,

например, выделяются в нем наличием отцовской пластидной наследственности (см. Owens, Morris, 1990, 1991).

Пользуясь случаем, выражаю свою глубокую признательность А. Е. Васильеву, Ю. В. Гамалею, К. В. Квитко за полезные дискуссии, ценные советы и критические замечания при ознакомлении с рукописью настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банникова В. П., Хведынич О. А., Шпилевая С. П. и др. Половые клетки и оплодотворение у покрытосеменных и водорослей. Киев: Наукова думка, 1985. 220 с. — *Баранов П. А.* История эмбриологии растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 439 с. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Семейство *Ceratophyllaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae.* Л.: Наука, 1981. С. 110—115. — *Батыгина Т. Б., Яковлев М. С.* Семейство *Poaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Butomaceae—Lemnaceae.* Л.: Наука, 1990. С. 217—234. — *Беляева Н. С.* К вопросу оплодотворения у хлопчатника // Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. 1963. № 5. С. 39—45. — *Беляева Н. С.* Дополнительные спермии в зародышевых мешках покрытосеменных и их значение для изучения процесса двойного оплодотворения // Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. 1975. № 1. С. 13—19. — *Васильев А. Е., Плиско М. А.* Ультраструктура зародышевого мешка покрытосеменных // Матер. V Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений. Кишинев: Штиинца, 1971. С. 29—30. — *Гвилава М. Н.* Развитие зародышевого мешка у видов семейства *Onagraceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1987. 18 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Двойное оплодотворение покрытосеменных и некоторые его теоретические аспекты // Проблемы эмбриологии. Киев: Наукова думка, 1971. С. 113—152. — *Герасимова-Навашина Е. Н., Гуляев В. А.* Некоторые данные об ультраструктуре клеток зародышевого мешка *Crepis capillaris* (L.) Wallr. после опыления // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1973. № 89. С. 14—20. — *Данилова М. Ф.* Структурные основы поглощения веществ корнем. Л.: Наука, 1974. 206 с. — *Жукова Г. Я.* Хлорофиллоносность зародыша у покрытосеменных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 17 с. — *Жукова Г. Я.* Проблема происхождения и эволюции пластид в свете данных эмбриологии растений // Бот. журн. 1975а. Т. 60. № 5. С. 713—738. — *Жукова Г. Я.* Пластидный аппарат зародыша у хлоро- и лейкоэмбриофитов и его функциональное значение // ДАН СССР. 1975б. Т. 224. Вып. 6. С. 1425—1427. — *Жукова Г. Я.* Особенности пластидного аппарата зародыша у хлороэмбриофитов и лейкоэмбриофитов // Актуальные проблемы эмбриологии покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1979. С. 104—119. — *Жукова Г. Я.* Зигота покрытосеменных растений и ее пластидный аппарат // Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по проблемам опыления и оплодотворения. Киев: Наукова думка, 1982. С. 362—364. — *Жукова Г. Я.* Ультраструктурные и функциональные особенности яйцеклетки цветковых // Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенеза. Матер. VIII Всесоюз. совещ. по эмбриологии растений. Ташкент: ФАН, 1983. С. 30—31. — *Жукова Г. Я., Драгунова Е. В.* Ультраструктура хлоропластов семядолей зародыша *Acer platanoides* (*Aceraceae*) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 10. С. 1404—1411. — *Жукова Г. Я., Савина Г. И.* Электронно-микроскопическое исследование зародыша *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. (*Orchidaceae*) на ранних фазах его развития // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1241—1246. — *Жукова Г. Я., Соколовская Т. Б.* Ультраструктура антипод зародышевого мешка *Aconitum napellus* L. (*Ranunculaceae*) перед оплодотворением // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 11. С. 1600—1611. — *Жукова Г. Я., Соколовская Т. Б.* О некоторых ультраструктурных особенностях зародышевого мешка *Aconitum napellus* L. // Тез. докл. VI Делегатск. съезда ВБО. Л., 1978. С. 77—78. — *Камалова Г. В., Абуховская А. П.* Эмбриология видов семейства мальвовых. Ташкент: ФАН, 1986. 128 с. — *Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наукова думка, 1978. 219 с. — *Кордюм Е. Л., Недуха Е. М., Сидоренко П. П.* Структурно-функциональная характеристика растительной клетки в процессах дифференцировки и дедифференцировки. Киев: Наукова думка, 1980. 112 с. — *Ладыгин В. Г., Семенова Г. А., Тагеева С. В.* Непрерывность хлоропласта *Chlamydomonas reinhardii* в течение жизненного цикла. 2. Формирование хлоропласта зиготы и пластид зооспор в процессе полового размножения // Цитология. 1975. Т. 17. № 2. С. 115—121. — *Любименко В. Н.* О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения // Зап. Импер. Акад. наук. 1916. Сер. VIII. Т. 33. № 12. С. 1—274. — *Машанский В. Ф., Фридлянская И. И., Аксенова Н. Н., Брудная М. С.* Электронно-микроскопическое исследование митохондрий клеток печени, имплантированных в цитоплазму чужеродных клеток // Цитология. 1973. Т. 15. № 10.

С. 1203—1207. — *Плиско М. А.* Электронно-микроскопическое исследование особенностей мегагаметогенеза у *Calendula officinalis* L. // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 5. С. 582—598. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка *Rudbeckia hirta* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1989а. Т. 74. № 7. С. 932—940. — *Плющ Т. А.* Ультраструктура зародышевого мешка Allium-типа у *Scilla sibirica* (*Liliaceae*) и *Nicotiana rustica* (*Solanaceae*) // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 11. С. 1598—1602. — *Плющ Т. А.* К вопросу об ультраструктуре яйцевого аппарата покрытосеменных // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1049—1055. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Семенова Г. А., Ладыгин В. Г., Тагеева С. В.* Исследование ДНК-содержащих областей хлоропластов в зиготах хламидомонады методом электронной радиографии // ДАН СССР. 1979. Т. 245. Вып. 3. С. 719—721. — *Сравнительная* эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981. 264 с.; *Phytolaccaceae—Thymelaeaceae*. 1983. 363 с.; *Brunelliaceae—Tremandraceae*. 1985. 285 с.; *Davidiaceae—Asteraceae*. 1987. 391 с.; *Butomaceae—Lemnaceae*. 1990. 332 с. — *Сэджер Р.* Цитоплазматические гены и органеллы. М.: Мир, 1975. 423 с. — *Тарасенко Л. В., Банникова В. П., Сытник К. М.* Взаимосвязь клеток в пыльцевых зернах ржи и маттиолы // ДАН УССР. 1988. Сер. Б. Вып. 3. С. 81—84. — *Тахтаджян А. Л.* Гаметофит, гаметангии и оплодотворение // Введение: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 32. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Чеботарь А. А.* Эмбриология кукурузы. Кишинев: Штиинца, 1972. 381 с. — *Яковлев М. С.* Словарь основных терминов // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981. С. 9—11. — *Яковлев М. С., Жукова Г. Я.* Покрытосеменные растения с зеленым и бесцветным зародышем. Л.: Наука, 1973. 100 с. — *Яковлев М. С., Чабан И. А.* Ультраструктурные аспекты эмбриогенеза *Reseda lutea* L. // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1979. С. 96—104. — *Ashley T.* Zygote shrikage and subsequent development in some *Hibiscus* hybrids // Planta (Berl.). 1972. Vol. 108. N 4. P. 303—317. — *Bauer L.* Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen // Flora. 1942. Bd 36. H. 1. S. 30—84. — *Bednara J.* Female gametophyte and pollen tube of *Epilobium palustre* L. // Acta Soc. Bot. Polon. 1977. Vol. 46. N 4. P. 603—615. — *Birky C. W.* Relaxed cellular controls and organelle heredity // Science. 1983. Vol. 222. N 4623. P. 468—475. — *De Boer-de Jeu M. J.* Megasporogenesis. A comparative study of the ultrastructural aspects of megasporogenesis in *Lilium*, *Allium* and *Impatiens*. N 16. Wageningen: Meded. Landbouwhogesch. 1978. 128 p. — *Çarniel K.* Elektronenmikroskopische Analyse der Pollenentwicklung von *Heleocharis palustris* // Österr. Bot. Z. 1972. Bd 120. H. 3. S. 223—234. — *Casadoro G., Colombo P. M., Rascio N.* Plastids in the quiescent embryo and young seedlings of the chloroembryophyte *Citrus nobilis* × × *Citrus aurantium amara pumila* // Ann. Bot. 1980. Vol. 45. N 4. P. 415—418. — *Cass D. D., Karas I.* Development of sperm cells in barley // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53. N 10. P. 1051—1062. — *Cavalier-Smith T.* Electron microscopic evidence for chloroplasts fusion in zygotes of *Chlamydomonas reinhardii* // Nature. 1970. Vol. 228. N 5269. P. 333—335. — *Chebotaru A. A.* Some characteristics of vegetative, generative and sperm cell cytoplasm of maize (*Zea mays* ssp. *saccharata* Sturt.) // Bull. Soc. bot. France. 1978. Vol. 125. N 1-2. P. 155—160. — *Cocucci A., Jensen W. A.* Orchid embryology: megagametophyte of *Epidendrum scutella* following fertilization // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56. N 6. P. 629—640. — *Cocucci A. E., Jensen W. A.* Orchid embryology: germinating male gametophyte of *Epidendrum scutella* // Kurtziana. 1971. Vol. 6. P. 25—39. — *Conde M. F., Pring D. R., Levings C. S.* III. Maternal inheritance of organelle DNA's in *Zea mays—Zea perennis* reciprocal crosses // J. Heredity. 1979. Vol. 70. N 1. P. 2—4. — *Connett M. B.* Mechanisms of maternal inheritance of plastids and mitochondria: development and ultrastructural evidence // Pl. Molec. Biol. Rep. 1987. Vol. 4. N 2. P. 193—215. — *Corriveau I. L., Coleman A. W.* Rapid screening method to detect potential biparental inheritance of plastid DNA and results for over 200 angiosperm species // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 10. P. 1443—1458. — *Dahlgren K. V. O.* Über das Vorkommen von Stärke in den Embryosäcken der Angiospermen // Ber. Deutsch. bot. Gesell. 1927. Bd 45. H. 6. S. 374—384. — *Dahlgren K. V. O.* Sur la présence d'amidon dans le sac embryonnaire chez les Angiospermes // Bot. Notiser. 1939. N 1. P. 221—231. — *Dahlgren K. V. O.* Om *Geranium lanuginosum* Lam.//Svenk Bot. Tidskr. 1962. Bd 56. H. 1. S. 175—182. — *Deschamps R.* Premiers stades du développement de l'embryon et de l'albumen du Lin: Étude au microscope électronique // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1969. T. 32. N 3/4. P. 379—390. — *Dickinson H. G., Heslop-Harrison J.* Ribosomes, membranes and organelles during meiosis in angiosperms // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1977. Vol. B277. N 955. P. 327—342. — *Diers L.* Elektronenmikroskopische Beobachtungen an der generativen Zelle von *Oenothera hookeri* Torr. et Gray. // Zeitschr. Natürforsch. 1963. Bd 18b. H. 7. S. 562—566. — *Diers L.* Übertragung

von Plastiden durch den Pollen bei *Antirrhinum majus.* II // Molec. Gen. Genetics. 1971. Bd 113. S. 150—153. — *Dumas C., Knox R. B., Gaude T.* The spatial association of the sperm cells and vegetative nucleus in the pollen grain of *Brassica* // Protoplasma. 1985. Vol. 124. N 3. P. 168—174. — *Engleman E. M.* Ontogeny of aleurone grain in cotton embryo // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53. N 3. P. 231—237. — *Erdelská O.* Embryólogia krytosemenných rastlín. Bratislava: Veda, 1981. 199 s. — *Evenari M.* The history of research on white-green variegated plants // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. N 2. P. 106—139. — *Ferrand M., Chenou E., Kuligowski J.* Ultrastructure de l'oosphère et du zygote du *Marsilea vestita* après un faible abaissement de température // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. N 5. P. 859—866. — *Gaffal K. P.* Configural changes in the plastidome of *Polytoma papillatum* after completion of cytokinesis and during fusion of the gametes // Protoplasma. 1978. Vol. 94. N 3/4. P. 175—191. — *Gillham N. W.* Organelle heredity. N. Y.: Raven Press, 1978. 602 p. — *Gillham N. W.* The duplication of organelles and their genomes // Cell. 1989. Vol. 59. N 1. P. 11—12. — *Görtz H.-D., Wiemann M.* Route of infection of the bacteria *Holospora elegans* and *Holospora obtusa* into the nuclei of *Paramecium caudatum* // Eur. J. Protistol. 1989. Vol. 24. N 2. P. 101—109. — *Granick S.* The chloroplasts: inheritance, structure and function // The cell. N. Y.; London, 1961. Vol. 2. P. 489—602. — *Hagemann R.* Unequal plastid distribution during the development of the male gametophyte of angiosperms // Acta Soc. Bot. Polon. 1981. Vol. 50. N 1-2. P. 321—327. — *Hagemann R.* The formation of generative and sperm cells without plastids in angiosperms and the underlying mechanisms // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Proc. 7 Int. Cytoembryol. Symp. High Tatra (Račkova dolina), June 14—17, 1982. Bratislava, 1983. P. 97—99. — *Hagemann R., Schröder M.-B.* The cytological basis of the plastid inheritance in angiosperms // Protoplasma. 1989. Vol. 152. N 1. P. 57—64. — *Hinchman R. R.* The ultrastructural morphology and ontogeny of oat coleoptile plastids // Amer. J. Bot. 1972. Vol. 59. N 8. P. 805—817. — *Hoefert L. L.* Fine structure of sperm cells in pollen grains of *Beta* // Protoplasma. 1969. Vol. 68. N 1/2. P. 237—240. — *Hoffman L. R.* Fertilization in *Oedogonium*. 1. Plasmogamy // J. Phycol. 1973. Vol. 9. N 1. P. 62—84. — *Jalouzot M. F.* Aspects ultrastructuraux du sac embryonnaire d'*Oenothera lamarckiana* // C. R. Acad. Sci. 1975. T. 281. N 18. P. 1305—1308. — *Jensen W. A.* Cotton embryogenesis: the zygote // Planta. 1968. Bd 79. H. 4. S. 346—366. — *Jensen W. A.* The embryo sac and fertilization in angiosperms // Univ. Hawaii, Harold L. Lyon Arboretum lecture. 1972. N 3. P. 2—31. — *Jensen W. A., Fisher D. B.* Cotton embryogenesis: the entrance and discharge of the pollen tube in the embryo sac // Planta. 1968a. Bd 78. H. 2. S. 158—183. — *Jensen W. A., Fisher D. B.* Cotton embryogenesis: the sperm // Protoplasma. 1968b. Vol. 65. N 3. P. 277—286. — *Johri B. M., Bhatnagar S. P.* Some histochemical and ultrastructural aspects of the female gametophyte and fertilization in angiosperms // Caryologia. 1973. Vol. 25. N 1. P. 9—25. — *Kapil R. N.* Contemporary spectacle in angiosperm embryology // Acta. Bot. Ind. 1974. Vol. 2. N 2. P. 79—106. — *Karas I., Cass D. D.* Ultrastructural aspects of sperm cell formation in rye: evidence for cell plate involvement in generative cell division // Phytomorphology. 1976. Vol. 26. P. 36—45. — *Khera Paramjit K., Tilney-Bassett R. A. E.* Fine structural observation of embryo development in *Pelargonium×hortorum* Bailey: with normal and mutant plastids // Protoplasma. 1976. Vol. 88. N 1. P. 7—23. — *Kirk J. T. O., Tilney-Bassett R. A. E.* The plastids: their chemistry, structure, growth and inheritance. London; San-Francisco: W. H. Freeman and Co., 1967. XVI. 608 p. — *Kirk J. T. O., Tilney-Bassett R. A. E.* The plastids. Their chemistry, structure, growth and inheritance. Amsterdam: Biomed. Press. 1978. 960 p. — *Kuroiwa T.* The replication, differentiation and inheritance of plastids with emphasis on the concept of organelle nuclei // Int. Rev. Cytol. 1991. Vol. 128. P. 1—62. — *Kuroiwa T., Kawano S., Nishibayashi S., Sato C.* Epifluorescent microscopic evidence for maternal inheritance of chloroplast DNA // Nature. 1982. Vol. 298. N 5873. P. 481—483. — *Lombardo G., Gerola F. M.* Cytoplasmic inheritance and ultrastructure of the male generative cell of higher plants // Planta. 1968. Bd 82. H. 2. S. 105—110. — *Mansfield S. G., Briarty L. G.* Early embryogenesis in *Arabidopsis thaliana*. II. The developing embryo // Can. J. Bot. 1991. Vol. 69. N 3. P. 461—476. — *Maruyama K.* Electron microscopic observation of plastids and mitochondria during pollen development in *Tradescantia paludosa* // Cytologia. 1968. Vol. 33. N 3-4. P. 482—497. — *Meyer B., Stubbe W.* Das Zahlenverhältnis von mütterlichen und väterlichen Plastiden in den Zygoten von *Oenothera erythrosepala* Borbas (syn. *Oe. lamarckiana*) // Ber. Deutsch. bot. Gesell. 1974. Bd 87. H. 1. S. 29—38. — *Mikulska E., Rodkiewicz B.* Ultrastructure of the maturating embryo sac of *Lilium regale* // Acta Soc. Bot. Polon. 1967. Vol. 36. N 3. P. 555—566. — *Miyamura S., Kuroiwa T., Nagata T.* Disappearance of plastidal and mitochondrial nucleoids during the formation of generative cells of higher plants revealed by fluorescence microscopy // Protoplasma. 1987. Vol. 141. N 2-3. P. 149—159. — *Mlodzianowski F., Idzikowska K.* Fine structure of plastids during androgenesis in *Hordeum vulgare* L. // Acta

Soc. Bot. Polon. 1980. Vol. 49. N 3. P. 205—210. — *Mogensen H. L.* Double fertilization in barley and the cytological explanation for haploid embryo formation, embryoless caryopses and ovule abortion // Carlsberg Res. Comm. 1982. Vol. 47. P. 313—354. — *Mogensen H. L.* Exclusion of male mitochondria and plastids during syngamy as a basis for maternal inheritance // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1988. Vol. 85. N 10. P. 2594—2597. — *Mogensen H. L., Wagner V. T., Dumas C.* Quantitative three-dimensional ultrastructure of isolated corn (*Zea mays*) sperm cells // Protoplasma. 1990. Vol. 153. N 3. P. 136—140. — *Nagley P., Devenish R. J.* Leading organellar proteins along new pathways: the relocation of mitochondrial and chloroplast genes to the nucleus // Trends Biochem. Sci. 1989. Vol. 14. N 1. P. 31—35. — *Natesh S., Rau M. A.* The embryo // Embryol. Angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 377—443. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen // Handb. Pflanzenanat. Bd 10. Berlin, 1926. 364 S. — *Newcomb W.* The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 5. P. 879—890. — *Ogawa S.* Disintegration of chloroplasts during zygote formation in *Spirogyra verruculosa* // Bot. Mag. Tokio. 1982. Vol. 95. N 1039. P. 249—260. — *Ogawa S.* Disappearance of chloroplast nucleoids during male gamete formation in *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Ag. (*Chlorophyceae*) // Bot. Gaz. 1988. Vol. 149. N 1. P. 25—29. — *Owens J. N., Morris S. J.* Cytological basis for cytoplasmic inheritance in *Pseudotsuga menziesii*. 1. Pollen tube and archegonial development // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 4. P. 433—445. — *Owens J. N., Morris S. J.* Cytological basis for cytoplasmic inheritance in *Pseudotsuga menziesii*. II. Fertilization and proembryo development / Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. N 11. P. 1515—1517. — *Ponzi R., Pizzolongo P. Cytinus hypocistis* L. embryogenesis: ultrastructural aspects of megasporogenesis and megagametogenesis // J. Submicr. Cytol. 1976. Vol. 8. N 4. P. 327—336. — *Possingham J. V.* Plastid replication and development in the life cycle of higher plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 313—329. — *Pret'ová A.* Pigments in young embryos of *Linum usitatissimum* L. // Photosynthetica. 1977. Vol. 11. N 2. P. 217—219. — *Pret'ová A.* Embryogenesis of the flax: changes in the contents and of pigments and fats in vitro and in situ // Biológia (Bratislava). 1978. Vol. 33. N 1. P. 29—34. — *Pret'ová A.* The assimilation pigments, fats and the ultrastructure of plastids during the embryogenesis of flax in situ and in vitro // Acta Bot. Slovaca. Acad. Sci. Slov. Ser. b4. Bratislava: Veda, 1985. P. 1—73. — *Raghavan V.* Experimental embryogenesis in vascular plants. London etc.: Acad. Press, 1976. 603 p. (Exp. Bot. Int. Ser. Monogr. 10). — *Richter-Landmann W.* Der Befruchtungsvorgang bei *Impatiens glandulifera* Royle unter Berücksichtigung der plasmatischen Organelle von Spermazelle, Eizelle und Zygote // Planta. 1959. Bd 53. H. 2. S. 162—177. — *Rodkiewicz B., Bednara J.* Rozwój i ultrastruktura żeńskiego gametofitu roślin okrytonasiennych // Post. biol. komórki. 1986. T. 13. N 2. S. 125—143. — *Russell S. D.* Fine structure of megagametophyte development in *Zea mays* // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 10. P. 1093—1110. — *Russell S. D.* Participation of male cytoplasm during gamete fusion in an angiosperm, *Plumbago zeylanica* // Science. 1980. Vol. 210. N 4466. P. 200—201. — *Russell S. D.* Fertilization in *Plumbago zeylanica*: gametic fusion and fate of the male cytoplasm // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 3. P. 416—434. — *Russell S. D., Rougier M., Dumas C.* Organization of the early post-fertilization megagametophyte of *Populus deltoides* ultrastructure and implications for male cytoplasmic transmission // Protoplasma. 1990. Vol. 155. N 1-3. P. 153—165. — *Savina G. I., Zhukova G. Ya.* Ultrastructural aspects of the embryo sac development in *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Proc. 7 Int. Cytoembryol. Symp. High Tatra (Račkova dolina), June 14—17, 1982. Bratislava, 1983. P. 207—209. — *Schröder* M.-B. The ultrastructure of sperm cells in *Triticale* // Fertilization and embryogenesis. Ibid. P. 101—104. — *Schröder M.-B.* Ultrastructural studies on plastids of generative and vegetative cells in *Liliaceae*. 3. Plastid distribution during the pollen development in *Gasteria verrucosa* (Mill.) Duval. // Protoplasma. 1985. Vol. 124. N 1-2. P. 123—129. — *Schröder M.-B., Oldenburg H.* Ultrastructural studies on plastids of generative cells in *Liliaceae*. 7. Plastid distribution during generative cell development in *Tulbaghia violacea* Harv. // Flora. 1990. Bd 184. H. 2. S. 131—136. — *Schulz R., Jensen W. A. Capsella* embryogenesis: early embryo // J. Ultrastruct. Res. 1968. Vol. 22. N 5-6. P. 376—392. — *Sears B. B.* Elimination of plastids during spermatogenesis and fertilization in the plant kingdom // Plasmid. 1980. Vol. 4. N 3. P. 233—255. — *Sheffield E., Bell P. R.* Ultrastructural aspects of sporogenesis in a fern, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. // Ann. Bot. 1979. Vol. 44. N 4. P. 393—405. — *Tarasenko L. V.* Ultrastructural analyses of the generative and sperm cells in the pollen of *Matthiola bicornis* L. // Embryology and seed reproduction: XI Int. symp. Leningrad, USSR, July 3—7, 1990. Leningrad, 1990. P. 168. — *Thomson W. W., Whatley J. M.* Development of nongreen plastids // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 375—394. — *Whatley J. M.* Chloroplast evolution — ancient and modern // Origins and evolutions of eukaryotic intracellular organelles. N. Y., 1981.

P. 154—165. (Ann. N. Y. Acad. Sci. Vol. 361). — *Whatley J. M.* The ultrastructure of plastids in roots // Int. Rev. Cytol. 1983. Vol. 85. P. 175—220. — *Tilney-Bassett R. A. E.* Effect of environment on plastid segregation in young embryos of *Pelargonium×Hortorum* Bailey // Ann. Bot. 1970a. Vol. 34. N 137. P. 811—816. — *Tilney-Bassett R. A. E.* Genetics and plastid physiology in *Pelargonium*. III. Effect of cultivar and plastids on fertilization and embryo survival // Heredity. 1970b. Vol. 25. Pt 1. P. 89—103. — *Tilton V. R.* Ovule development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. IV. Egg apparatus structure and function // New Phytol. 1981. Vol. 88. N 3. P. 505—531. — *Tilton V. R., Mogensen H. L.* Ultrastructural aspects of the ovule of *Agave parryi* before fertilization // Phytomorphol. 1979. Vol. 29. N 3-4. P. 338—350. — *Vallade J.* Données cytologiques sur la proembryogenèse du *Pétunia*; intérêt pour une interprétation morphogénétique du développement embryonnaire // Bull. Soc. bot. France. Actual. bot. 1980. T. 127. N 3/4. P. 19—37. — *Vaughn K. C.* Organelle transmission in higher plants: organelle alteration vs. physical exclusion // J. Heredity. 1981. Vol. 72. N 5. P. 335—337. — *Vazart B.* Structure et évolution de la cellule génératrice du Lin, *Linum usitatissimum* L., au cours premiers stades de la maturation du pollen // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1969. T. 32. N 1-2. P. 101—114. — *Vazart B.* La division pollinique chez le blé // Bull. Soc. bot. France. 1978. T. 125. N 1/2. P. 39—43. — *Vazart J.* Aspects infrastructuraux de la reproduction sexuée chez le Lin. Derniers stades de la différenciation du pollen. Structure inframicroscopique de la cellule génératrice et des gamètes // Rev. Cytol. Biol. Vég. 1970. T. 33. N 4. P. 289—310. — *Vijayaraghavan M. R., Karuna Bhatia*. Cellular changes during microsporogenesis, vegetative and generative cell formation: a review based on ultrastructure and histochemistry // Int. Rev. Cytol. 1985. Vol. 96. P. 263—296. — *Van Went J. L.* The ultrastructure of the fertilized embryo sac of *Petunia* // Acta Bot. Neerl. 1970. Vol. 19. N 4. P. 468—480. — *Van Went J. L.* Unequal distribution of plastids during generative cell formation in *Impatiens* // Theor. Appl. Genet. 1984. Vol. 68. N 4. P. 305—309. — *Whatley J. M.* Variations in the basic pathway of chloroplast development // New Phytol. 1977. Vol. 78. N 2. P. 407—420. — *Whatley J. M.* A suggested cycle of plastid developmental interrelationships // New Phytol. 1978. Vol. 80. N 3. P. 489—502. — *Whatley J. M.* Ultrastructure of plastid inheritance: green algae to angiosperms // Biol. Rev. 1982. Vol. 57. N 4. P. 527—569. — *Willemse M. T. M., van Went J. L.* The female gametophyte // Embryology of Angiosperms. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1984. P. 159—196. — *Wilms H. J.* Pollen tube penetration and fertilization in spinach // Acta Bot. Neerl. 1981. Vol. 30. N 1/2. P. 101—122. — *Yakovlev M. S., Zhukova G. Ya.* Chlorophyll in embryos of angiosperm seeds, a review // Bot. Notiser. 1980. Vol. 133. P. 323—336. — *Zhu T., Mogensen H. L., Smith S. E.* Ultrastructural reconstruction and quantitative features of alfalfa sperms // Abstr. Ann. Meet. Bot. Soc. Amer. Richmond, Va, 5—9 Aug., 1990: Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. N 6. P. 42. Suppl. — *Zhukova G. Ya.* Ultrastructural aspects of formation of some storage substances in the embryo of angiosperms // Proc. Ind. nat. Sci. Acad. 1978. Vol. 44. P. 133—140. — *Zhukova G. Ya.* Embryogenesis of angiosperms: ultrastructural transformations of plastids // Acta. Soc. Bot. Polon. 1981. Vol. 50. N 1-2. P. 303—306.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 I 1992

SUMMARY

The subdivision of flowering plants into leuco- and chloroembryophytes have been established (Yakovlev, Zhukova, 1973, 1980). It is not clear yet what it is due to. The plastids of gametes and embryo at zygotic and proembryonic phases of embryogenesis (according to Yakovlev, 1981) are represented by leucoplasts. It is characteristic not only of leucoembryophytes but of chloroembryophytes as well. The first appearance of chloroplasts in embryo of chloroembryophytes at the embryonic phase of its development is observed. The chloroplast appearance coincides with the transformation of globular embryo into heart-shaped one (in *Nelumbonaceae* — at the later stage of development). Chloroplasts (their form being ameboid) occur in cotyledons and other organs of embryos in the course of their development in many species with the massive embryo differentiated into organs. Chloroembryophytes are not detected among plants with relatively small poorly differentiated embryo and thouse with embryo undifferentiated into organs. Significance of data obtained for the solution to the problem of plastid genesis during double fertilization and embryogenesis and the problem of plastid inheritance in flowering plants is discussed.

According to contemporary view gamete plastids are not identical to plastids of vegetative shoot meristem. There is evidence of cardinal changes in plastid ultrastructure during process of haploidization. This and other information presented in this article to raise the question about possible reorganization in plastid of mega- and microspores.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.542.1 : 576.312.37
© 1993

С. Н. Сорокин

КАРИОСИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ *AVENEAE* СЕМЕЙСТВА *POACEAE*

S. N. SOROKIN. KARYOSYSTEMATIC STUDY OF SOME MEMBERS OF THE TRIBE *AVENEAE* (*POACEAE*)

Проведено кариосистематическое изучение 20 видов из 12 родов трибы *Aveneae*, в том числе у 20 видов определено содержание ДНК (4С) на ядро; у 11 видов описаны кариотипы. На основании полученных данных предложено внести некоторые изменения в таксономию трибы *Aveneae* (Цвелев, 1976).

Семейство злаков *Poaceae* — одно из наиболее обширных, важных в хозяйственном отношении и наилучшим образом изученных (Цвелев, 1969, 1976; Stebbins, 1986) семейств покрытосеменных растений. Вместе с тем систематики не имеют единой точки зрения относительно его системы. Расхождения касаются не только количества подсемейств в семействе, но и числа триб их составляющих, а внутри триб — числа и положения родов, секций, видов и т. д.

Примером таксона, состав которого по-разному понимается многими систематиками, является триба *Aveneae* (Авдулов, 1931; Флора СССР, 1934; Pilger, 1954; Tateoka, 1957; Hubbard, 1959; Prat, 1960; Stebbins, Crampton, 1961; Цвелев, 1976; Clayton, Renvoize, 1986). И если включение в эту трибу таких родов, как *Avena*, *Helictotrichon*, *Arrhenatherum*, *Holcus*, *Deschampsia*, не вызывает сомнений, то систематическое положение родов *Milium*, *Zingeria* и даже *Koeleria* достаточно неопределенно (Löve, Löve, 1974; Цвелев, 1976; Clayton, Renvoize, 1986; и др.). Нет пока единого мнения и по другим вопросам, в частности о признании или непризнании рода *Lerchenfeldia* Schur, о секционном делении ряда родов и пр. В данной работе проведено кариосистематическое изучение 12 родов трибы *Aveneae* на примере одного или нескольких представителей каждого рода.

Материалы и методы

Морфометрический анализ хромосом и определение количества ДНК на профазное ядро (4С) осуществлялись в клетках корневой меристемы на давленых постоянных препаратах, окрашенных по Фельгену (Сорокин, 1991). Исследования проводились на тех же растениях, что и подсчет числа хромосом (Сорокин, 1990, 1991).

Для классификации хромосом и построения идиограмм использовалась система, предложенная В. Г. Грифом и Н. Д. Агаповой (1986), позволяющая более точно описать «злаковые» кариотипы.

В сравнительно-кариологических исследованиях за основу была принята система злаков, предложенная Н. Н. Цвелевым (1976).

Результаты и обсуждение

Подтриба *Aveninae* C. Presl. В данную подтрибу входят 4 рода с основным числом хромосом x = 7. Нами были исследованы 6 видов из 3 родов — *Avena*, *Helictotrichon*, *Arrhenatherum*. Роды *Avena* и *Helictotrichon* содержат виды с различным уровнем плоидности (максимальный — 18 у *Helictotrichon pratense* (L.) Bess. и *Avena planiculmis* Schrad.) (Хромосомные..., 1969), образующие как внутриродовые, так и внутривидовые полиплоидные ряды. Анеуплоиды редки и не жизнеспособны (McGinnis, 1978).

В роде *Avena* нами определены числа хромосом у 3 видов — *Avena clauda* Durieu, *A. longiglumis* Durand и *A. strigosa* Schreb. (у всех 2n = 14).

У *A. longiglumis* и *A. strigosa* (табл. 1; рис. 1) хромосомы относительно крупные, в основном метацентрические (имеется по 1 паре субметацентрических хромосом; у *A. strigosa* VII пара — интерцентрик), в каждом наборе присутствуют по 2 пары спутничных хромосом. Заметных аберраций хромосом, а также добавочных хромосом не обнаружено. Полученные результаты хорошо согласуются с данными T. Rajhathy, J. Morrison (1959), T. Rajhathy, P. Dyck (1963).

У всех 3 видов имеется приблизительно одинаковое среднее количество ДНК (4C) на ядро и на 1 мкм^3 объема хромосом (табл. 2), что соответствует данным W. Bullen, H. Rees (1972) и M. Bennet, J. Smith (1976).

В роде *Helictotrichon* детально исследован один вид — *H. pubescens* (Huds.) Pilg. из двух местонахождений — Ленинградской обл. и Латвии. Число хромосом 2n = 14, такое же число приводится большинством других авторов (Хромосомные..., 1969; Löve, Löve, 1974; Соколовская, Пробатова, 1975; и др.). В обеих популяциях обнаружены субакроцентрические B-хромосомы (Сорокин, 1990, 1991). При этом добавочные хромосомы встречаются не у всех растений внутри популяции, а пластинки с 2B-хромосомами наблюдаются значительно чаще, чем с 1.

Все хромосомы метацентрические (табл. 1; рис. 1), достаточно хорошо идентифицируются. У I пары крупных метацентриков на обоих плечах, приблизительно в 1/3 длины плеча (считая от теломеры), иногда заметны вторичные перетяжки. Значительно чаще вторичная перетяжка видна на длинном плече II пары и коротком плече V пары хромосом. Спутничные хромосомы нами не обнаружены, тогда как некоторые исследователи отмечали у данного вида от 1 до 2 пар хромосом с сателлитами (Hedberg, 1961).[1] Эти же авторы при описании кариотипа упоминают не только метацентрические, но и (до 2 пар) субметацентрические хромосомы. В Ленинградской популяции *H. pubescens* обнаружены аберрации хромосом, выражающиеся в появлении большой, не имеющей гомолога метацентрической хромосомы (отличие по длине от «обычной» I пары на 25%) и при этом сопутствующих ей 1 или 2 «среднеразмерных» субметацентрических хромосом (рис. 2). Возможно, образование среднеразмерных субметацентриков — общее направление в эволюции кариотипа данного вида.

Содержание ДНК (4C) было определено у 2 видов рода (табл. 2); при этом у диплоидного *H. pubescens* его количество (на основное число) оказалось выше, чем у тетраплоидного *H. sempervirens* (Vill.) Pilg. Сейчас трудно объяснить это различие, но оно хорошо согласуется с принадлежностью данных видов к разным секциям внутри рода.

В роде *Arrhenatherum* для *A. elatius* (L.) J. et C. Presl определено число хромосом — 2n = 28. Это наиболее часто встречающееся значение (Хромосомные..., 1969; Löve, Löve, 1974; Пробатова, Соколовская, 1978), хотя известны и другие числа: 2n = 14 (Hill, 1965), 2n = 42 (Bowden, Senn, 1962).

---

[1] K. Sadanaga (1962) исследовал еще 2 вида этого рода — *Helictotrichon schellianum* (Hack.) Kitag. и *H. hookeri* (Scribn.) Henrard — и у обоих обнаружил по паре спутничных хромосом.

ТАБЛИЦА 1

Параметры метафазных хромосом гаплоидных наборов отдельных представителей трибы *Aveneae*

№ пары хромосом	Длина, мкм ($L \pm S_{\bar{x}}$)	Центромерный индекс, % ($I^C \pm S_{\bar{x}}$)	Длина, мкм ($L \pm S_{\bar{x}}$)	Центромерный индекс, % ($I^C \pm S_{\bar{x}}$)
	Avena longiglumis		*Helictotrichon pubescens*	
I	6.8±0.14	49.2±0.53	6.1±0.14	45.2±0.67
II	6.6±0.07	47.7±0.56	5.4±0.11	40.9±0.46
III	6.5±0.24s	45.6±0.88	4.9±0.08	47.4±0.32
IV	6.3±0.12	39.3±0.77	4.7±0.15	50.0±0.02
V	6.1±0.27s	46.2±1.01	4.7±0.15	45.0±0.34
VI	5.6±0.13	43.7±0.80	4.2±0.15	46.3±0.69
VII	5.1±0.14	43.1±0.92	4.0±0.11	41.4±0.39
	Avena strigosa		*Holcus lanatus*	
I	7.0±0.13	48.3±0.86	4.0±0.07s	50.0±0.00
II	6.2±0.14	40.2±0.57	3.1±0.03	42.5±0.75
III	6.3±0.28s	46.7±1.02	3.0±0.04	30.2±0.81
IV	5.7±0.30s	49.1±1.14	2.9±0.06	50.0±0.00
V	5.5±0.24	44.8±0.36	2.9±0.03	37.5±0.69
VI	4.8±0.19	39.4±0.71	2.6±0.07	42.4±0.93
VII	4.7±0.14	27.1±0.70	2.5±0.07s	37.1±0.94
	Arrhenatherum elatius		*Lerchenfeldia flexuosa*	
I	6.5±0.14	45.3±0.62	4.2±0.10	45.3±0.99
II	6.4±0.15	46.1±0.72	3.7±0.11	45.0±0.89
III	6.1±0.17	47.0±0.74	3.7±0.06	40.8±0.86
IV	6.1±0.18	47.1±0.85	3.5±0.07	45.9±0.72
V	5.6±0.20	47.0±0.46	3.4±0.12	41.0±0.59
VI	5.5±0.20	46.8±0.78	3.4±0.09	48.3±0.52
VII	5.4±0.09	46.7±1.11	3.3±0.09	37.6±0.85
VIII	5.4±0.18	46.6±1.14	3.2±0.11	47.8±0.80
IX	5.3±0.20s	45.2±0.98	3.1±0.06	44.6±0.54
X	5.2±0.14s	44.7±0.88	3.0±0.07	32.2±0.56
XI	4.9±0.15	46.4±1.13	2.9±0.14	37.2±0.49
XII	4.8±0.19	46.9±0.83	2.8±0.08	45.8±0.72
XIII	4.6±0.24	38.5±0.81	2.7±0.07	42.0±0.51
XIV	4.5±0.10	38.9±0.85	2.2±0.08	31.1±0.40
	Agrostis tenuis		*Calamagrostis arundinaceae*	
I	2.6±0.03	38.0±0.52	3.6±0.09	46.0±1.02
II	2.6±0.04	38.0±0.56	3.3±0.12	46.3±1.03
III	2.1±0.04s	48.0±0.47	3.2±0.13	45.6±0.97
IV	2.1±0.03s	48.0±0.44	3.0±0.15	43.4±0.79
V	2.0±0.03	50.0±0.00	2.9±0.14	49.0±0.50
VI	2.0±0.03	50.0±0.00	2.9±0.09	45.4±0.86
VII	2.0±0.03	50.0±0.00	2.8±0.09	44.3±1.14
VIII	2.0±0.03	50.0±0.00	2.7±0.10	36.2±1.17
IX	1.9±0.04	47.0±0.60	2.6±0.11	45.4±1.20
X	1.9±0.04	47.0±0.60	2.5±0.12	35.0±1.21
XI	1.8±0.03	44.0±0.62	2.4±0.09	47.7±0.99
XII	1.8±0.03	44.0±0.62	2.4±0.06	40.8±0.99
XIII	1.5±0.05	38.0±0.66	2.2±0.06	45.6±0.59
XIV	1.5±0.05	38.0±0.66	2.2±0.05	40.7±0.87
	Milium effusum			
	1-й тип пластинок		2-й тип пластинок	
I (1)	4.5±0.10	34.0±0.76	5.4±0.12	Дицентрик
I (2)	3.9±0.12	42.0±0.84	2.3±0.06	43.0±0.77
II	3.9±0.09s	48.0±0.95	4.0±0.09s	49.0±0.84
III	3.6±0.12	45.2±0.92	3.6±0.04	44.0±0.92
IV	3.5±0.07s	41.0±1.03	3.5±0.08s	40.8±0.79
V	3.4±0.05	46.7±1.00	3.4±0.07	46.5±0.99

№ пары хромосом	Длина, мкм ($L \pm S_{\bar{x}}$)	Центромерный индекс, % ($I^C \pm S_{\bar{x}}$)	Длина, мкм ($L \pm S_{\bar{x}}$)	Центромерный индекс, % ($I^C \pm S_{\bar{x}}$)
VI	3.3±0.06	48.5±0.79	3.3±0.07	48.7±0.74
VII	3.3±0.09	45.5±0.65	3.3±0.04	46.3±1.01
VIII	3.1±0.07	39.1±1.04	3.1±0.05	37.9±1.07
IX	3.0±0.10	48.0±0.49	3.1±0.06	49.2±0.85
X	2.9±0.05	40.8±0.80	2.9±0.04	41.3±0.77
XI	2.9±0.08	33.3±0.79	2.9±0.05	34.4±0.98
XII	2.6±0.06	39.5±0.85	2.6±0.04	39.0±0.55
XIII	2.3±0.04	43.5±0.80	2.3±0.05	30.2±0.60
XIV	2.3±0.04	30.2±0.76		
	Deschampsia cespitosa		*Zingeria biebersteiniana*	
I	3.9±0.09	43.5±1.04	6.0±0.05	45.0±1.00
II	3.3±0.09	44.3±1.00	5.2±0.06	46.0±1.02
III	3.1±0.07	40.5±0.87		
IV	2.8±0.11	26.0±0.83		
V	2.6±0.08	26.0±0.62		
VI	2.2±0.06	45.9±0.90		
VII	2.2±0.06	37.2±0.63		
VIII	2.2±0.09	26.0±0.73		
IX	2.2±0.07	7±0.99		
X	2.1±0.11	4±1.13		
XI	2.0±0.07	13±1.07		
XII	1.9±0.04	Телоцентрик		
XIII	1.8±0.09	»		

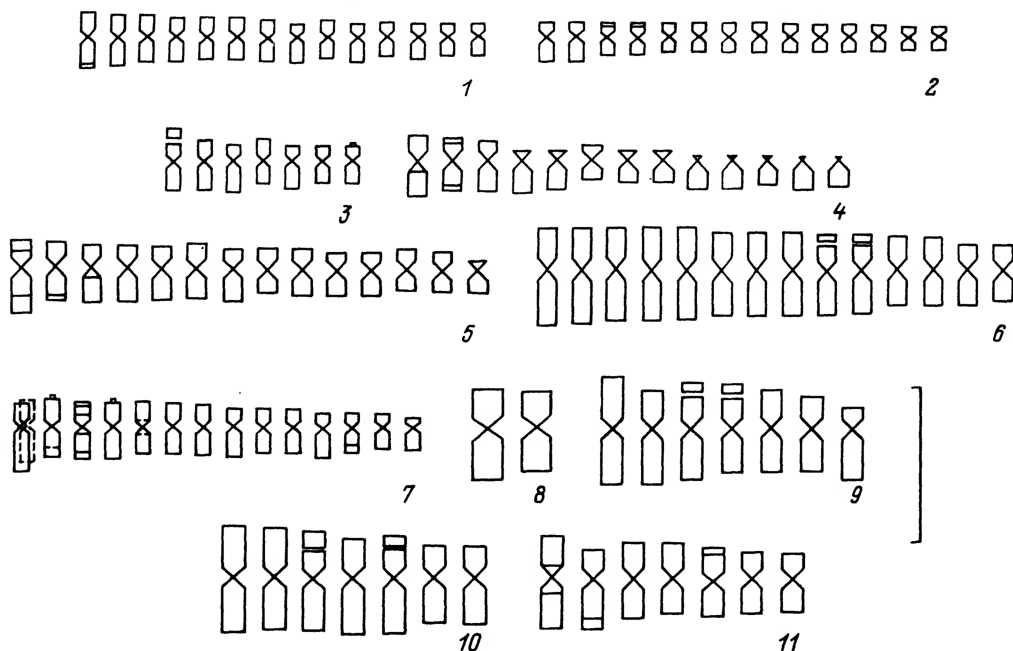


Рис. 1. Идиограммы гаплоидных наборов хромосом.

1 — Calamagrostis arundinacea, 2n=28; *2 — Agrostis tenuis*, 2n=28; *3 — Holcus lanatus*, 2n=14; *4 — Deschampsia cespitosa*, 2n=26; *5 — Lerchenfeldia flexuosa*, 2n=28; *6 — Arrhenatherum elatius*, 2n=28; *7 — Milium effusum*, 2n=28; *8 — Zingeria biebersteiniana*, 2n=4; *9 — Avena strigosa*, 2n=14; *10 — A. longiglumis*, 2n=14; *11 — Helictotrichon pubescens*, 2n=14. Масштабная линейка — 10 мкм.

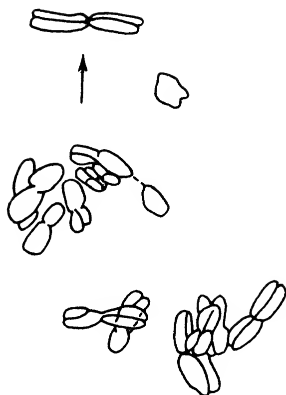


Рис. 2. Метафазная пластинка *Helictotrichon pubescens*.

Стрелкой указана крупная, не имеющая гомолога метацентрическая хромосома.

Кариотип данного вида симметричный — 12 пар мета- и 2 пары субметацентрических хромосом (табл. 1; рис. 1). Хромосомы идентифицируются слабо, за исключением IX и X пар спутничных хромосом. Пары хромосом можно сгруппировать по 4, при этом предполагается аутотетраплоидное происхождение кариотипа. Заметных аберраций и добавочных хромосом не обнаружено. Наши результаты хорошо согласуются с данными C. Romero Zarco (1985).

Как видно из табл. 2, все изученные виды подтрибы *Aveninae* имеют одинаковое основное число x = 7 и очень близкие кариологические параметры: довольно крупные (от 6.1 до 7.0 мкм), сходного диаметра (1.38—1.52 мкм), в основном метацентрические хромосомы (средний центромерный индекс 42—45%). У всех видов, за исключением *Helictotrichon pubescens*, обнаружены спутничные хромосомы.

Среднее количество ДНК на основное число у всех диплоидов варьирует незначительно (9.6—10.8 пг), и лишь у тетраплоидных *Arrhenatherum elatius* и *Helictotrichon sempervirens* этот показатель несколько меньше (8.8 и 7.8 пг соответственно). Практически одинаковы показатели количества ДНК на единицу объема хромосом у видов родов *Avena* и *Arrhenatherum* (0.13 и 0.14 пг/мкм^3); у *Helictotrichon pubescens* он несколько больше (0.18 пг) вследствие меньших размеров хромосом (табл. 2) и, очевидно, более плотной компактизации генетического материала.

Согласно всем перечисленным кариосистематическим признакам, а также результатам гибридизации (Pfitzenmeyer, 1962), подтверждается естественность состава данной подтрибы.

Подтриба *Airinae* Benth. Нами изучены 2 близкородственных вида — *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. и *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur, входивших еще недавно в один род *Deschampsia*.

Род *Deschampsia* имеет, согласно литературным данным, самые разнообразные числа хромосом — от 2n = 26 до 2n = 56 (Хромосомные..., 1969; Pojar, 1973; Пробатова, Соколовская, 1978, 1980; Пашук, 1980; Stoeva, 1982; Rothera, Davy, 1986). В настоящее время для вида *D. cespitosa* основным числом признается x = 13, увеличение же соматического числа до 2n = 28—33 происходит за счет добавочных хромосом 2 типов, один из которых по морфометрии очень близок к последней паре хромосом (Kawano, 1966); количество В-хромосом колеблется от 1 (Murin, 1973 in: Löve, Löve, 1974) до 7 на ядро (Albers, 1972).[2] Тем не менее не исключено, что для некоторых видов рода основным числом пока остается x = 7. Так, для *D. cespitosa* (L.) Beauv. subsp. *beringensis* (Hult.) W. Lawr. приводится не только число 2n = 26 (Командоры), но и число 2n = 42 (Камчатка) (Соколовская, Пробатова, 1975).

Недавно определено еще одно число — 2n = 18, установленное на материале из Грузии (Давлианидзе, 1985). Очевидно, в данном роде наблюдается процесс становления нового кариотипа, ведущий к изменению основного числа. Этот процесс не мог не отразиться на морфологии хромосом. Действительно, асимметричный кариотип *D. cespitosa* выглядит достаточно необычным по сравнению с другими представителями трибы *Aveneae* (табл. 1; рис. 1). Он состоит

[2] В нашем случае в одной популяции (Торковичи) В-хромосомы не найдены, в другой (Мурино) — у части растений обнаружены 2 или 4 добавочные хромосомы.

ТАБЛИЦА 2

Сводная таблица морфо- и фотометрических параметров хромосом у отдельных представителей трибы *Aveneae*

Подтриба	Виды	Число хромосом 2n—x	Средний центромерный индекс, %	Средний диаметр хромосом, мкм	Длина хромосом, мкм (максимальная—минимальная)	Общая длина хромосом (2n), мкм	Объем хромосом (2n), мкм^3	Среднее количество ДНК (4С), пг: на ядро	на основное число (x)	на единицу объема хромосом
Aveninae	*Avena clauda*	14—7	—	—	—	—	—	21.6	10.8	—
	A. longiglumis	14—7	45	1.49	6.8—5.1	86.0	149.9	19.9	9.8	0.13
	A. strigosa	14—7	42	1.52	7.0—4.7	80.4	145.8	19.1	9.6	0.13
	Helictotrichon pubescens	14—7	45	1.41	6.1—4.0	68.2	106.4	19.1	9.6	0.18
	H. sempervirens	28—7	—	—	—	—	—	35.3	8.8	—
	Arrhenatherum elatius	28—7	45	1.38	6.5—4.5	152.8	228.4	31.0	7.8	0.14
Koeleriinae	*Koeleria glauca*	49—7	—	—	—	—	—	38.3	5.5	—
	Trisetum flavescens	28—7	—	—	—	—	—	20.8	5.2	—
Airinae	*Deschampsia cespitosa*	26—13	24	1.30	3.9—1.8	64.6	85.7	16.8	8.4	0.20
	Lerchenfeldia flexuosa	28—7	43	1.32	4.2—2.2	90.2	123.4	27.4	6.8	0.22
Holcinae	*Holcus lanatus*	14—7	41	1.00	4.0—2.5	42.0	33.0	6.2	3.1	0.19
Miliinae	*Milium effusum*	28—7	42	1.00	4.5—2.3	88.6	69.6	16.6	4.2	0.24
Agrostidinae	*Agrostis stolonifera*	28—7	—	—	—	—	—	22.3	5.6	—
	A. tenuis	28—7	45	1.00	2.6—1.5	55.6	43.6	12.7	3.2	0.29
	A. vinealis	28—7	—	—	—	—	—	16.9	4.2	—
	Calamagrostis arundinacea	28—7	44	0.97	3.6—2.2	77.4	57.2	19.2	4.8	0.34
	C. epigeios	56—7	—	—	—	—	—	27.6	3.5	—
	C. purpurea	28—7	—	—	—	—	—	19.2	4.8	—
	C. × acutiflora	28—7	—	—	—	—	—	19.6	4.9	—
	Zingeria biebersteiniana	4—2	46	1.90	6.0—5.2	22.4	63.5	9.8	4.9	0.15

из 4 пар мета-, 1 субмета-, 3 интер-, 2 акро-, 1 субакро- и 2 пар телоцентрических хромосом. Идентификация хромосом в соседних парах бывает затруднена. По числу телоцентриков изученный нами кариотип отличается от приведенного S. Kawano (1966) (2 и 4 соответственно).

Число хромосом у вида *Lerchenfeldia flexuosa* 2n = 28; такое же число указывалось большинством других авторов (Хромосомные..., 1969; Соколовская, Пробатова, 1975; Пробатова, Соколовская, 1978), но известны и другие числа: 2n = 14 (Stoeva, 1982), 2n = 32 (Bowden, 1960a, b), 2n = 42 (Hedberg, 1952, 1957). В-хромосомы не обнаружены.

Кариотип данного вида, очевидно, аллотетраплоидного происхождения, он состоит из 10 пар мета- и 4 пар субметацентрических хромосом (табл. 1; рис. 1). Вместе с тем 12 пар хромосом — IV—VI, V—VII, VIII—IX, X—XI, XII—XIII и II—III имеют очень близкие параметры (если предположить, что у хромосом II или III пары вследствие инверсии изменился центромерный индекс), и если допустить, что I и XIV пары хромосом образовались в результате сложной транслокации из 2 пар хромосом с размером около 3.2 мкм, то можно считать кариотип *L. flexuosa* аутотетраплоидного происхождения.

Кариотип *L. flexuosa* от других представителей трибы *Aveneae* (рис. 1) отличается мало, но весьма существенно — от *Deschampsia cespitosa*: у последнего хромосомы меньшего размера и более асимметричные. Различаются данные виды и по содержанию ДНК на ядро: у *L. flexuosa* этот показатель в 1.6 раза больше; количество же генетического материала на единицу объема хромосом у этих видов почти одинаковое, т. е. уровень компактизации остается неизменным. Все вышесказанное является подтверждением правильности выделения изученных видов в самостоятельные роды.

У ряда представителей трибы *Airinae* (род *Lerchenfeldia*) кариотипы симметричные, а основное число хромосом x = 7; у других (род *Deschampsia*) — асимметричный кариотип и основное число x = 13, а в роде *Aira* при основном числе x = 7 у некоторых видов обнаружена тенденция к асимметричности кариотипа (Albers, 1980). Аналогичная закономерность наблюдается в подтрибе *Koeleriinae* у родов *Koeleria* (x = 7; 6) (Larsen, 1960; Ujhlyi, 1962; Хромосомные..., 1969; Löve, Löve, 1974; Соколовская, Пробатова, 1975; Пробатова, Соколовская, 1978, 1980; Рудыка, 1986); *Trisetum* (x = 7; 13; 6) (Авдулов, 1931; Хромосомные..., 1969; Соколовская, Пробатова, 1975, 1978; Пробатова, Соколовская, 1978, 1980; Skalinska, 1978; Strid, 1983); *Rostraria* (x = 13) (Авдулов, 1931; Цвелев, 1976).

Нами было изучено 3 вида данной подтрибы: *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *K. grandis* Bess. ex Gorski, *Trisetum flavescens* (L.) Beauv. Оба вида *Koeleria* оказались полиплоидами, и если для *K. glauca* было определено число хромосом (табл. 2), то для *K. grandis* этого сделать не удалось из-за высокого уровня плоидности (8—10x) растения. Не удалось также получить достаточного количества хороших пластинок для морфометрии хромосом этих видов. Было определено лишь содержание ДНК на ядро для *K. glauca* и *Trisetum flavescens* (табл. 2); его количество на основной набор у обоих видов оказалось почти одинаковым (5.5 и 5.2 пг соответственно), несмотря на разницу в уровне плоидности (7x и 4x).

В подтрибе *Holcinae* Rouy, которая наиболее аргументированно занимает место в трибе *Aveneae* (Авдулов, 1931; Цвелев, 1976), был изучен один вид — *Holcus lanatus* L. Число хромосом 2n = 14 (x = 7) соответствует известным данным (Хромосомные..., 1969; Beddows, 1971; Löve, Löve, 1974). В-хромосомы не обнаружены.

Кариотип *H. lanatus* достаточно характерный, он состоит из 4 пар мета- и 3 пар субметацентрических хромосом. Выделяется I пара метацентрических хромосом с вторичной перетяжкой на одном плече, отделяющей довольно крупный спутник (около 1/2 длины плеча, т. е. 1 мкм). У VII пары субметацентрических хромосом обнаружены точечные спутники на коротком плече, они не всегда заметны на метафазных, но хорошо видны на профазных пластинках. Полученные

результаты хорошо согласуются с данными K. Jones (1958). Морфометрические показатели (особенно диаметр хромосом) существенно отличаются от таковых для подтрибы *Aveninae* и приближаются, скорее, к данным показателям подтрибы *Miliinae.* Обращает на себя внимание низкое содержание ДНК на геном, хотя по его содержанию на единицу объема хромосом *H. lanatus* занимает промежуточное положение между подтрибами *Airinae* и *Aveninae.*

В подтрибе *Miliinae* Dum. изучен один вид — *Milium effusum* L. Число хромосом 2n = 28 (x = 7), практически единственное известное для данного вида (Авдулов, 1931; Хромосомные..., 1969; Петрова, 1975; Соколовская, Пробатова, 1976; Дмитриева, 1985), хотя в одной публикации приведено иное число хромосом — 2n = 14 (Соколовская, Стрелкова, 1960). Ни в одной работе не упоминается о наличии добавочных хромосом, нет их и в нашем материале.

При изучении кариотипа данного вида мы столкнулись с большими трудностями. Оказалось, что геном бора развесистого подвержен сильным хромосомным мутациям. Популяция, где были собраны семена, произрастает в экологически чистом районе. Место сбора не относится к «крайней» точке ареала, который у данного вида весьма обширен (Цвелев, 1976). Как уже говорилось, большинство авторов указывали число хромосом 2n = 28, в нашем же случае бóльшая часть растений имела 2n = 27, хотя встречались и особи с нормальным числом 2n = 28 (но их было не более 20—30% от общего числа растений). Установить четкую закономерность в перестроечном процессе пока сложно, так как представлен широчайший спектр мутаций — от инверсий и транслокаций, в ходе которых пары хромосом изменяют свои размер и центромерный индекс, до образования дицентриков с делецией достаточно крупных фрагментов и в результате потерей 1 хромосомы. Наиболее часто встречаются 2 типа пластинок, 1-й из которых принят нами за основной. Он состоит из 9 пар мета- и 4 пар субметацентрических хромосом (табл. 1). В I паре выделяется крупная субметацентрическая хромосома, она всегда больше своего гомолога по длине и степени асимметрии. Можно предположить, что здесь произошла транслокация фрагмента хромосомы из длинного плеча одной хромосомы в длинное плечо другой (короткие плечи равны по длине — по 1.53 мкм), в результате чего из гипотетической пары субметацентриков (38%) длиной 4.2 мкм образовались субмета- и метацентрическая хромосомы. В данной популяции этот вид мутации носит постоянный характер. Весьма вероятно, что перестроечный процесс здесь был более сложным. Из характерных особенностей стоит отметить наличие точечных спутников у II и IV пар хромосом, вторичных перетяжек различной топографии у II, III, IV, V и XII, а также тенденцию к увеличению асимметрии у VI и VII пар хромосом (до 25 и 35% соответственно), скорее всего, в результате перицентрической инверсии. На 2 пластинках хромосомы XI пары имели индекс асимметрии 50%; возможно, метацентрики — «исходный» тип для данной пары, из которого в результате инверсии образовались 2 субметацентрика, но, поскольку этот тип хромосом встречался чаще всего, именно он и вошел в характеристику кариотипа, тем более что не исключен вариант с мутацией субметацентриков в направлении образования метацентрических хромосом. 2 пары самых маленьких хромосом (XIII и XIV) хорошо различаются по центромерному индексу, причем они крайне редко подвержены мутациям в отличие от других изученных видов, где, как правило, в перестроечные процессы вовлекались прежде всего самые большие и самые маленькие хромосомы.

2-й тип пластинок (табл. 1) в принципе сходен с 1-м типом; главное отличие состоит в присутствии крупной дицентрической хромосомы. Разница в длине гаплоидных наборов 2 типов составляет всего 2.5 мкм. При этом во 2-м типе отсутствует гомолог метацентрика в XIV паре (2.3 мкм), вовлеченный, очевидно, в перестроечный процесс. Если из разницы длин наборов вычесть длину недостающей хромосомы, то остаток составит 0.2 мкм, т. е. образуется определенная нехватка, которая обнаруживается на некоторых пластинках (рис. 3). Однако и

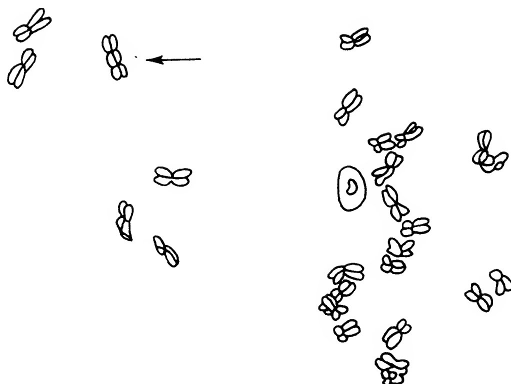


Рис. 3. Метафазная пластинка 2-го типа *Milium effusum* (2n=26).

Стрелкой указана дицентрическая хромосома; обведен фрагмент хромосомы, «высвободившийся» в результате мутационного процесса.

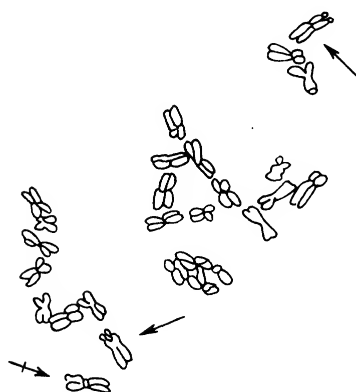


Рис. 4. Метафазная пластинка *Milium effusum* (2n=27).

Стрелками отмечены спутничные хромосомы (II пара), стрелкой со штрихом — дицентрическая хромосома.

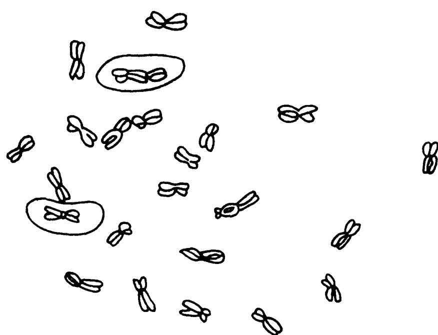


Рис. 5. Неполная метафазная пластинка *Milium effusum.*

Обведены 2 дицентрические хромосомы.

во 2-м типе пластинок мутационный процесс не имеет четкой направленности: наряду с образованием дицентриков меняется симметрия различных гомологов, появляются дополнительные дицентрики и т. д. (рис. 4, 5).

Таким образом, несмотря на кажущуюся стабильность кариотипа, у *M. effusum* идут (во всяком случае в отдельных частях его ареала) активные мутационные процессы с образованием новых цитогенетических форм; вместе с тем заметного варьирования в содержании ДНК на ядро выявлено не было.

По морфометрическим параметрам хромосом, содержанию ДНК (в том числе на единицу объема хромосом) подтриба *Miliinae* занимает промежуточное положение между подтрибами *Agrostidinae* и *Airinae* (табл. 2).

В подтрибе *Agrostidinae* Griseb. — самой богатой видами в трибе *Aveneae,* нами были изучены 9 видов, относящихся к 3 родам — *Agrostis, Calamagrostis, Zingeria.* Какой бы ранг ни занимала данная подтриба, в ее состав всегда входили первые 2 из перечисленных родов. В каждом из них широко представлены как диплоиды, так и полиплоиды, различающиеся лишь предельным

уровнем плоидности: у *Agrostis* он достигает 9x (*A. magellanica* Lam.), а у *Calamagrostis* — 20x (*C. lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm. и *C. crassiglumis* Thurb.); В-хромосомы значительно чаще встречаются в роде *Agrostis* (Хромосомные..., 1969).

Хорошо просматривается близость между родами и на кариологическом уровне. Морфометрия хромосомных наборов *Agrostis tenuis* Sibth. и *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth показала их исключительное сходство (табл. 1). У обоих видов хромосомы мелкие, в большинстве своем метацентрические, одинакового диаметра. Наиболее существенная разница заключается в наличии у *A. tenuis* 2 пар хромосом с точечными спутниками; у *C. arundinacea* спутники не обнаружены. Хромосомные пары *A. tenuis* образуют группы из 4 гомологичных хромосом («четверки»), тем самым предполагается аутотетраплоидное происхождение кариотипа. *C. arundinacea* — аллотетраплоид.

По количеству ДНК роды также близки. В роде *Agrostis* обнаружена внутриродовая вариация в содержании ДНК (табл. 2), и можно предположить, что 3 изученных вида должны принадлежать к 3 разным секциям — с относительно высоким (около 22 пг), средним (около 17 пг) и небольшим (около 13 пг) содержанием ДНК на ядро. Обращает на себя внимание очень высокое содержание ДНК на единицу объема хромосом — 0.29 и 0.34 пг/мкм.

Заметно отличается от вышеописанных кариотип другого представителя подтрибы — *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. Число хромосом 2n = 4 (x = 2); хромосомы крупные, по длине в 1.6—2.3 раза, а по диаметру в среднем в 2 раза превышающие размеры хромосом у видов *Agrostis* и *Calamagrostis*. В результате этого объем соматического набора хромосом у 4-хромосомной *Z. biebersteiniana* в 1.5 раза больше, чем у 28-хромосомной *A. tenuis*. По содержанию ДНК на геном *Zingeria* вполне «вписывается» в подтрибу, а на единицу объема хромосом этот показатель в 2 раза меньше, чем у *Agrostis* и *Calamagrostis*. Все это свидетельствует о том, что *Zingeria biebersteiniana* имеет геном, сформировавшийся в результате высокой специализации, и по своей кариологической характеристике вполне заслуживает выделения из состава подтрибы *Agrostidinae*. Вероятнее всего, род *Zingeria* по числу хромосом и количеству цветков в колоске более близок к роду *Colpodium* Trin. из подтрибы *Poinae* (Сорокин, Пунина, 1992).

Если в целом рассмотреть трибу *Aveneae* (табл. 2), то можно обнаружить следующую, весьма интересную закономерность: от подтрибы *Aveninae* к подтрибе *Agrostidinae* уменьшается число цветков в колоске от 2—5 (6, 7) до 1, параллельно уменьшаются размеры хромосом — и длина, и диаметр (исключение составляет род *Zingeria*), соответственно уменьшается объем гаплоидного набора хромосом. Постепенно уменьшается содержание ДНК на основное число хромосом, в то же время увеличивается его количество на единицу объема хромосом. К сожалению, пока не известно, укладываются ли в данную «схему» основные кариологические параметры 2 других подтриб — *Gaudiniinae* Holub и *Ventenatinae* Holub.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдулов Н. П. Кариосистематическое исследование семейства злаков // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Прил. 44. Л.: ВАСХНИЛ, 1931. С. 1—428. — *Гриф В. Г., Агапова Н. Д.* К методике описания кариотипов растений // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 4. С. 550—553. — *Давлианидзе М. Т.* Числа хромосом представителей флоры Грузии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 698—700. — *Дмитриева С. А.* Числа хромосом представителей семейств *Lamiaceae* и *Poaceae* флоры Белоруссии // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 128—130. — *Пашук Х. Т.* Сравнительные цитогенетические исследования луговика дернистого и душистого колоска альпийского в первичных и вторичных сообществах Карпат // Цитол. и генет. 1980. Т. 14. № 4. С. 47—53. — *Петрова О. А.* Об основных числах хромосом в роде *Milium* L. // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 3. С. 393—397. — *Пробатова Н. С., Соколовская А. П.* Хромосомные

числа и таксономия некоторых злаков Кавказа // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1121—1131. — *Пробатова Н. С., Соколовская А. П.* К кариотаксономическому изучению злаков Горного Алтая // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 509—520. — *Рудыка Э. Г.* Числа хромосом некоторых представителей семейств *Alliaceae, Fabaceae, Malvaceae, Poaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1426—1427. — *Соколовская А. П., Пробатова Н. С.* Хромосомные числа некоторых злаков флоры СССР (1) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 5. С. 667—678. — *Соколовская А. П., Пробатова Н. С.* К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. // Бот. журн. 1976. Т. 60. № 7. С. 969—973. — *Соколовская А. П., Пробатова Н. С.* Хромосомные числа некоторых злаков флоры СССР (2) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1247—1257. — *Соколовская А. П., Стрелкова О. С.* Географическое распространение полиплоидных видов растений в Евразийской Арктике // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 370—381. — *Сорокин С. Н.* Числа хромосом представителей семейства *Poaceae* северо-запада европейской части СССР // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 8. С. 1185. — *Сорокин Н.* Числа хромосом представителей семейства *Poaceae* европейской части СССР // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1331. — *Сорокин С. Н., Пунина Е. О.* О кариосистематике *Zingeria biebersteiniana* (*Poaceae*) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 7. С. 75—79. — *Флора* СССР. Т. 2 / Под ред. Р. Ю. Рожевица, Б. К. Шишкина. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 778 с. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Цвелев Н. Н.* Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 361—373. — *Albers F.* Cytotaxonomie und B-chromosomes bei *Deschampsia caespitosa* (L.) P. B. und verwandten Arten. // Beitr. Biol. Pflanzen. 1972. Vol. 48. P. 1—62. — *Albers F.* Vergleichende Karyologie der Grässer-Subtriben *Aristaveninae* und *Airinae* (*Poaceae—Aveneae*) // Plant Syst. Evol. 1980. Vol. 136. N 3-4. P. 137—167. — *Beddows A. R.* The inter- and intraspecific relationships of *Holcus lanatus* L. and *H. mollis* sensu lato (*Gramineae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1971. Vol. 64. P. 183—198. — *Bennett M. D., Smith J. B.* Nuclear DNA amounts in Angiosperms // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1976. Vol. 274. N 933. P. 227—274. — *Bowden W. M.* Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses (II). Tribe *Festuceae* // Can. J. Bot . 1960a. Vol. 38. N 2. P. 117—131. — *Bowden W. M.* Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses (III). Twenty five genera // Can. J. Bot. 1960b. Vol. 38. N 4. P. 541—557. — *Bowden W. M., Senn H. A.* Chromosome numbers in 28 grass genera from South America // Can. J. Bot. 1962. Vol. 40. N 8. P. 1115—1124. — *Bullen M. R., Rees H.* Nuclear variation within *Avena* // Chromosoma. 1972. Vol. 39. P. 93—100. — *Clayton W. D., Renvoize S. A.* Genera *Gramineum* (Grasses of the World) // Kew Bull. Lond. 1986. Ser. XIII. P. 1—389. — *Hedberg I.* Chromosome studies in *Helictotrichon* Bess // Bot. Notiser. 1961. Vol. 114. N 4. P. 389—396. — *Hedberg O.* Afro-alpine vascular plants. A taxonomic revision // Symb. Bot. Upsal. 1957. Vol. 15. N 1. P. 1—144. — *Hedberg O.* Cytological studies in East African mountain grasses // Hereditas. 1952. Vol. 38. N 3. P. 256—266. — *Hill H. D.* Karyology of species of *Bromus, Festuca* and *Arrhenatherum* (*Gramineae*) // Bull. Torrey Bot. Club. 1965. Vol. 92. N 3. P. 192—197. — *Hubbard C. E. Gramineae* // J. Hutchinson. Families of flowering plants. 2. Monocotyledons, 2 ed. London, 1959. — *Jones K.* Cytotaxonomic studies in *Holcus*. 1. Chromosome complex in *Holcus mollis* L. // New Phytol. 1958. Vol. 57. N 2. P. 191—210. — *Kawano S.* Biosystematic studies of the *Deschampsia caespitosa* complex with special referens to the karyology of Icelandic populations // Bot. Mag. Tokyo. 1966. Vol. 79. P. 293—307. — *Larsen K.* Cytological and experimental studies in *Koeleria*. I. *Koeleria pubescens* // Hereditas. 1960. Vol. 46. N 1-2. P. 312—318. — *Löve A., Löve D.* Cytotaxonomical atlas of the Slovenian flora Lehre: Verlag von J. Cramer, 1974. 1241 p. — *McGinnis R. C.* Aneuploids in common oats, *Avena sativa* // Can. J. Genet. Cytol. 1978; Vol. 20. P. 35—40. — *Pfitzenmeyer C. D. C.* Biological flora of the British Isles // J. Ecol. 1962. Vol. 50. N 1. P. 235—245. — *Pilger R.* Das System der *Gramineae* unter Ausschluß der *Bambusoideae* // Bot. Jahrb. 1954. Bd 76. H. 3. — *Pojar J.* Levels of polyploidy in four vegetation types of Southwestern British Columbia // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. P. 621—628. — *Prat H.* Vers une classification naturelle des Graminees // Bull. Soc. Bot. Fr. 1960. Vol. 107. N 1-2. P. 32—79. — *Rajhathy T., Dyck P.* Chromosomal differentiation and speciation in diploid *Avena* // Can. J. Genet. Cytol. 1963. Vol. 5. P. 175—179. — *Rajhathy T., Morrison J. W.* Chromosome morphology in the genus *Avena* // Can. J. Bot. 1959. Vol. 37. N 3. P. 331—337. — *Romero Zarco C.* Revision del genero *Arrhenatherum* Beauv. (*Gramineae*) en la Peninsula Iberica // Acta Bot. Malacitana. 1985. Vol. 10. P. 123—154. — *Rothera S. L., Davy A. J.* Polyploidy and habitat differentiation in *Deschampsia caespitosa* // New Phytol. 1986. Vol. 102. P. 449—467. — *Sadanaga K.* Cytology of three species of *Helictotrichon* // Can. J. Genet. Cytol. 1962. Vol. 4. N 3. P. 302—306. — *Skalinska M.* Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms. Twelfth Contribution // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 1978. Vol. 21. P. 31—63. — *Stebbins G. L.* Grass

systematics and evolution: past, present and future // Grass Syst. Evol. 1986. P. 359—367. — *Stebbins G. L., Crampton B.* A suggested revision of the grass genera of temperate North America // Recent Advances in Botany. 1. Toronto, 1961. — *Stoeva H.* Numbers of chromosomes // Taxon. 1982. Vol. 31. P. 579. — *Strid A.* Numbers of chromosomes // Taxon. 1983. Vol. 32. P. 138—140. — *Tateoka T.* Miscellaneous papers on the phylogeny of *Poaceae*. 10. Proposition of a new phylogenetic system of *Poaceae* // J. Japan. Bot. 1957. Vol. 32. N 9. — *Ujhelyi J.* Data to the systematics of the subsectio bulbosae of the genus *Koeleria*. II // Ann. Hist. Nat. Mus. Natl. Hungarici, 1962. Vol. 54. P. 199—220.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 III 1992

УДК 581.321 : 582.571.2

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

И. И. Шамров, Г. М. Анисимова

МОРФОГЕНЕЗ СЕМЯПОЧКИ У *LUZULA PEDEMONTANA* (*JUNCACEAE*): СТРУКТУРНО-ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

I. I. SHAMROV, G. M. ANISIMOVA. THE OVULE MORPHOGENESIS IN *LUZULA PEDEMONTANA* (*JUNCACEAE*): STRUCTURAL-HISTOCHEMICAL INVESTIGATION

Изучен морфогенез семяпочки у *Luzula pedemontana*. Прослежен генезис зачатка семяпочки, который в сформированном состоянии является 3-зонным. Установлено, что образованию 2-й зоны зачатка семяпочки предшествуют преимущественно антиклинальные деления клеток субэпидермы плаценты. Однако одна из клеток субэпидермы, занимающая центральное положение в развивающемся зачатке семяпочки, делится периклинально, при этом наружная клетка дифференцируется в археспориальную клетку. Внутренняя производная вместе с нижележащей клеткой, возникшей также в результате периклинального деления одной из клеток 3-го слоя плаценты, формирует 3-ю зону зачатка семяпочки — осевой ряд клеток под археспориальной клеткой. Семяпочка анатропная, крассинуцеллятная, с 2 интегументами. Установлено время дифференциации и прослежено дальнейшее развитие основных структур семяпочки, а также выявлена динамика накопления в их тканях полисахаридов, общих белков и танинов. Оба интегумента имеют эпидермальное происхождение. Париетальная ткань 3—4-слойная. Гипостаза в сформированной семяпочке представлена тонкостенными клетками без танинов. К моменту оплодотворения в проводящем пучке образуются сосуды с лестничными утолщениями. Впервые у исследованного вида обнаружены оперкулум, подиум и плацентарный обтуратор. Археспорий преимущественно одноклеточный. Тетрада мегаспор линейная, зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. Синергиды с нитчатым аппаратом, 3 антиподы небольших размеров, полярные ядра сливаются до оплодотворения.

Изучение эмбриологических основ семенной репродукции предполагает проведение исследований строения семяпочки и семени начиная с самых ранних стадий их развития. В семяпочке формируется зародышевый мешок и в дальнейшем образуется зародыш — спорофит нового поколения. Осуществление этих функций тесно связано с последовательными этапами сопряженного развития археспориальной клетки, мегаспоры, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма с окружающими структурами (нуцеллусом, интегументами, халазой и фуникулусом). Кроме того, характер изменений, происходящих в семяпочке, определяется не только необходимостью обеспечения нормального оплодотворения, но и (опосредованно) особенностями строения зрелого семени, диссеминации, а также способом и условиями прорастания.

В настоящее время нами изучены представители ряда двудольных (семейства *Ceratophyllaceae*, *Gentianaceae*, *Nymphaeaceae*) и однодольных (семейства *Hemerocallidaceae*, *Liliaceae*, *Orchidaceae*) растений, относящихся к гидатофитам и мезофитам, характеризующихся красси- и тенуинуцеллятными семяпочками и занимающих разные уровни в системе цветковых растений (Батыгина и др., 1982; Шамров, 1987, 1988, 1990а—в; Винтер, Шамров, 1991; Шамров, Винтер,

1991; Batygina et al., 1991; Шамров, Никитичева, 1992). В предлагаемой статье приведены результаты структурно-гистохимического исследования развития крассинуцеллятной семяпочки у *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) из класса однодольных.

Материал и методика исследования

Объектом исследования служил вид *Luzula pedemontana* Boiss. et Reut. Растения этого вида относятся к мезофитам и являются многолетними травами. Материал для эмбриологического исследования собирали в течение 1987—1990 гг. на альпийских горках парка Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Бутоны и цветки на разных стадиях развития фиксировали в смесях FAA и Карнуа (6 : 3 : 1). Материал обрабатывали по общепринятой эмбриологической методике. Кроме традиционных способов окраски препаратов, использовали гистохимические методы для выявления полисахаридов и белков, о чем подробно сообщалось в одной из наших предыдущих работ (Шамров, 1990а). Были проведены также гистохимические реакции для выявления лигнина в клеточных оболочках (флороглюцин в 20%-м растворе соляной кислоты) и танинов в цитоплазме клеток (1%-й раствор хлорида трехвалентного железа в 0.1N соляной кислоте) (Дженсен, 1965).

Результаты исследования

З а в я з ь и п л а ц е н т а ц и я. У *Luzula pedemontana* гинецей паракарпный. Завязь верхняя, 1-гнездная (рис. 1, *1*). В завязи возникают 3 базальные семяпочки. Они развиваются на выступающих плацентах, образующих единую колонку в основании завязи. В каждую семяпочку из плаценты входит проводящий пучок (рис. 1, *2*).

В цветоложе, основании завязи и плацентах на стадии формирования зачатков семяпочек накапливается крахмал. Наибольшее его количество (15—20 крахмальных зерен на клетку) аккумулируется в цветоложе (рис. 1, *2а—в*), причем самые большие клетки, характеризующиеся очень крупными крахмальными зернами с несколькими образовательными центрами, располагаются в нижней части цветоложа (рис. 1, *2а*). В основании завязи и в плацентах крахмальные зерна мельче, их число составляет 5—10 на клетку. В средней и нижней частях цветоложа выявляются одиночные крупные клетки с танинами (рис. 1, *2*). В процессе развития крахмал и танины накапливаются также и в стенке завязи, клетках, образующих канал столбика (только крахмал), и семяпочках (рис. 1, *3, 4*). Сосуды с лестничными утолщениями дифференцируются сначала только в цветоложе (рис. 1, *2*).

З а ч а т о к с е м я п о ч к и. Перед формированием семяпочек эпидерма и субэпидерма плацент представлены прямоугольными клетками. Клетки эпидермы и большинство клеток субэпидермы делятся сначала антиклинально, тогда как одна из клеток субэпидермы, занимающая центральное положение в формирующемся зачатке семяпочки, и клетки глубжележащих слоев плаценты — периклинально (рис. 2, *1*). Постепенно возникает 3-зонный зачаток семяпочки: 1-я зона — эпидерма, 2-я — субэпидерма, 3-я — осевой ряд клеток. В субэпидерме зачатка сначала выделяются 3 клетки, однако только одна (редко 2, но тогда осевых рядов клеток тоже 2) дифференцируется в археспориальную клетку, а латеральные клетки становятся инициальными клетками латеральной области нуцеллуса (рис. 2, *2, 3*). В клетках осевого ряда выявляются очень крупные ядра с несколькими ядрышками (рис. 2, *2*). В формирующемся зачатке семяпочки антиклинальные деления клеток субэпидермы вскоре сменяются периклиналь-

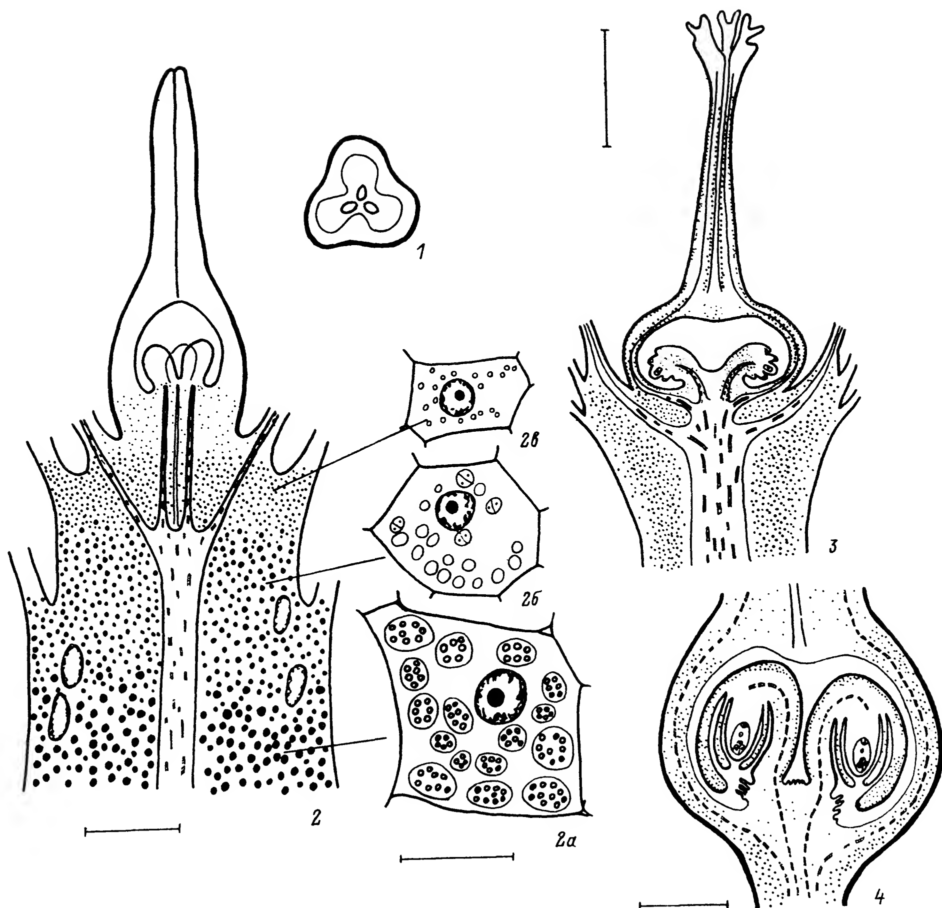


Рис. 1. Строение плодолистика и цветоложа у *Luzula pedemontana* и динамика содержания крахмала в их различных тканях.

1 — поперечный срез завязи с семяпочками; *2—4* — продольные срезы плодолистика и цветоложа: *2* — на стадии зачатков семяпочек (*2а—2в* — клетки с крахмалом из различных частей цветоложа), *3* — на стадии мегаспороцита перед мейозом, *4* — на стадии зрелого зародышевого мешка. Масштабная линейка: *1, 2* — 0.1; *2а—2в* — 0.03; *3* — 0.3; *4* — 0.2 мм.

ными, в результате чего 2-я зона зачатка становится 2-слойной (рис. 2, *4*). В период формирования зачатков семяпочек в клетках плацент обнаруживается крахмал (5—7 крахмальных зерен на клетку), тогда как в зачатках семяпочек, особенно в их апикальных частях, — декстрины и белки (рис. 2, *1—4*; 3, *1*).

Дифференциация структур семяпочки. Еще на стадии зачатка семяпочки клетки осевого ряда в своих средней и нижней частях начинают делиться периклинально, при этом нижние клетки трансформируются в прокамбиальные клетки, а средние становятся центральными клетками гипостазы (рис. 2, *5*). В клетках апикальной части зачатка семяпочки, ограниченной формирующимися клетками гипостазы, обнаружен высокий уровень содержания декстринов и белков. Прокамбиальные клетки дают интенсивную реакцию главным образом на белки (рис. 2, *5*; 3, *2*).

На стадии делящейся археспориальной клетки увеличивается число центральных клеток гипостазы и прокамбиальных клеток, а также начинается почти одновременная дифференциация наружного и внутреннего интегументов и нуцеллуса, намечается поворот семяпочки в анатропное положение. В местах

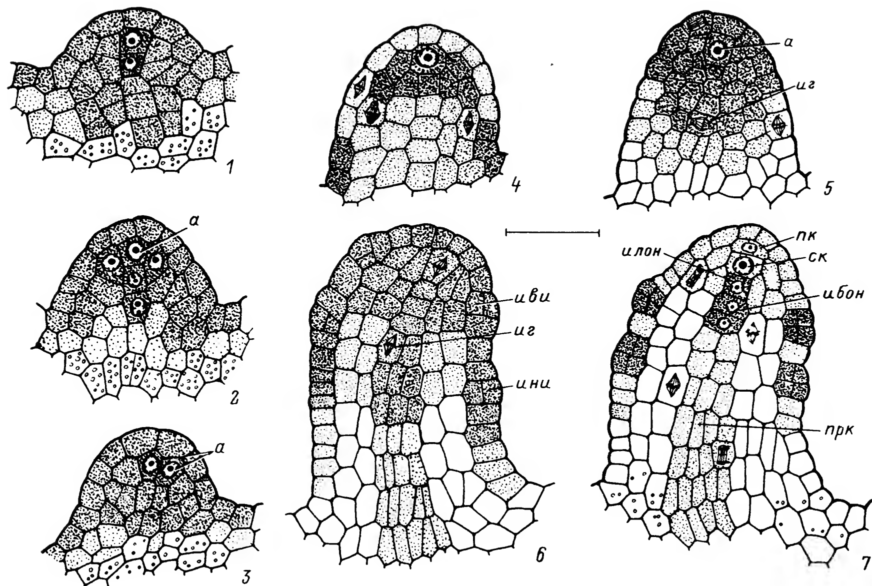


Рис. 2. Формирование зачатка семяпочки и начало дифференциации структур семяпочки.

Крахмал показан в виде гранул, декстрины — в виде точек. *1—4* — формирование зачатка семяпочки и выделение в нем 3 зон; *5* — зачаток семяпочки на стадии археспориальной клетки, начало периклинальных делений, инициирующих центральные клетки гипостазы и прокамбиальные клетки; *6, 7* — начало дифференциации основных структур семяпочки на стадиях деления археспориальной клетки и образования спорогенной и париетальной клеток. *а* — археспориальная клетка, *ибон* — инициали базальной области нуцеллуса, *иви* — инициали внутреннего интегумента, *иг* — инициали гипостазы, *илон* — инициали латеральной области нуцеллуса, *ини* — инициали наружного интегумента, *пк* — париетальная клетка, *прк* — прокамбиальная клетка, *ск* — спорогенная клетка. Масштабная линейка — 0.03 мм.

дифференциации различных структур семяпочки отмечается высокий уровень содержания декстринов (рис. 2, *6*). После образования спорогенной и париетальной клеток такой уровень содержания декстринов характерен прежде всего для формирующихся интегументов и осевого ряда клеток нуцеллуса, тогда как высокое содержание белков отмечается в интегументах, нуцеллусе, гипостазе и проводящем пучке семяпочки (рис. 2, *7*; 3, *3*). На этой стадии в нижних клетках развивающегося фуникулуса начинает откладываться крахмал (рис. 2, *7*).

Резкому повороту семяпочки в анатропное положение в период преобразования спорогенной клетки в мегаспороцит предшествуют периклинальные деления субэпидермальных клеток в основании наружного интегумента (рис. 4, *1*). За счет этих делений в дальнейшем формируется латеральная область халазы. К стадии мегаспороцита перед мейозом основные структуры семяпочки уже дифференцированы, затем происходит лишь их формирование. В большинстве клеток семяпочки, за исключением нуцеллуса и проводящего пучка, аккумулируется крахмал. В клетках эпидермы и латеральной области нуцеллуса и прокамбиальных клетках выявляется средний уровень, а в клетках осевого ряда (базальной области), нуцеллуса и центральных клетках гипостазы — высокий уровень содержания декстринов (рис. 4, *1*). Наиболее интенсивная реакция на белки характерна для апикальной части семяпочки — формирующихся интегументов, нуцеллуса, а также проводящего пучка (рис. 3, *4*).

Во время длительной профазы I мейоза стадии мегаспорогенеза происходит интенсивный рост семяпочки в длину. Это сопровождается уменьшением числа крахмальных зерен, особенно в области рафе с внутренней стороны, и накоплением декстринов в интегументах (средний уровень содержания) и гипостазе

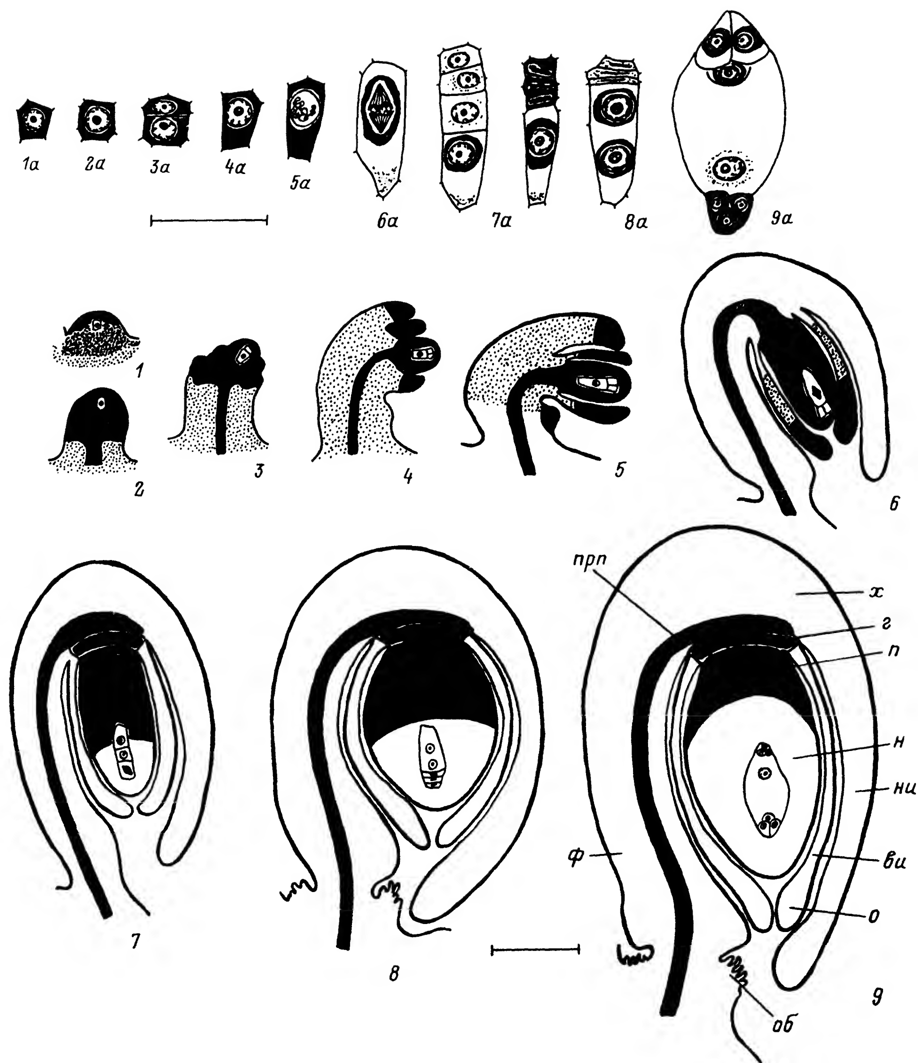


Рис. 3. Динамика содержания белков в тканях семяпочки на различных стадиях развития (условно высокий уровень содержания белков показан черным, низкий — светлым, а средний — точками).

Стадии: *1*, *1а*, *2*, *2а* — археспориальной клетки, *3*, *3а* — спорогенной клетки, *4—6*, *4а—6а* — мегаспороцита, *7*, *7а* — тетрады мегаспор, *8*, *8а* — 2-ядерного зародышевого мешка, *9*, *9а* — зрелого зародышевого мешка. *ви* — внутренний интегумент, *г* — гипостаза, *н* — нуцеллус, *ни* — наружный интегумент, *о* — оперкулум, *об* — обтуратор, *п* — подиум, *прп* — проводящий пучок, *ф* — фуникулус, *х* — халаза. Масштабная линейка: *1—9* — 0.05; *1а—9а* — 0.03 мм.

(высокий уровень содержания). В нуцеллусе декстрины обнаруживаются лишь в его базальной области и париетальных клетках (рис 4, *2*). Следует подчеркнуть, что характер локализации белков в семяпочке сохраняется (рис. 3, *5*, *6*).

В процессе дальнейшего мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка в семяпочке постепенно начинают выделяться различные зоны, характеризующиеся локализацией определенных пластических веществ: крахмал аккумулируется главным образом в апикальных клетках эпидермы нуцеллуса, интегументах, фуникулусе и халазе, белки или их предшественники и декстрины — в нуцеллусе (преимущественно в халазальной части), гипостазе и флоэме проводящего пучка, а танины — в фуникулусе и халазе (рис. 3, *7—9*; 4, *3*, *4*, *4а*; 5, *1*, *2*, *2а*; 6, *1*, *2*).

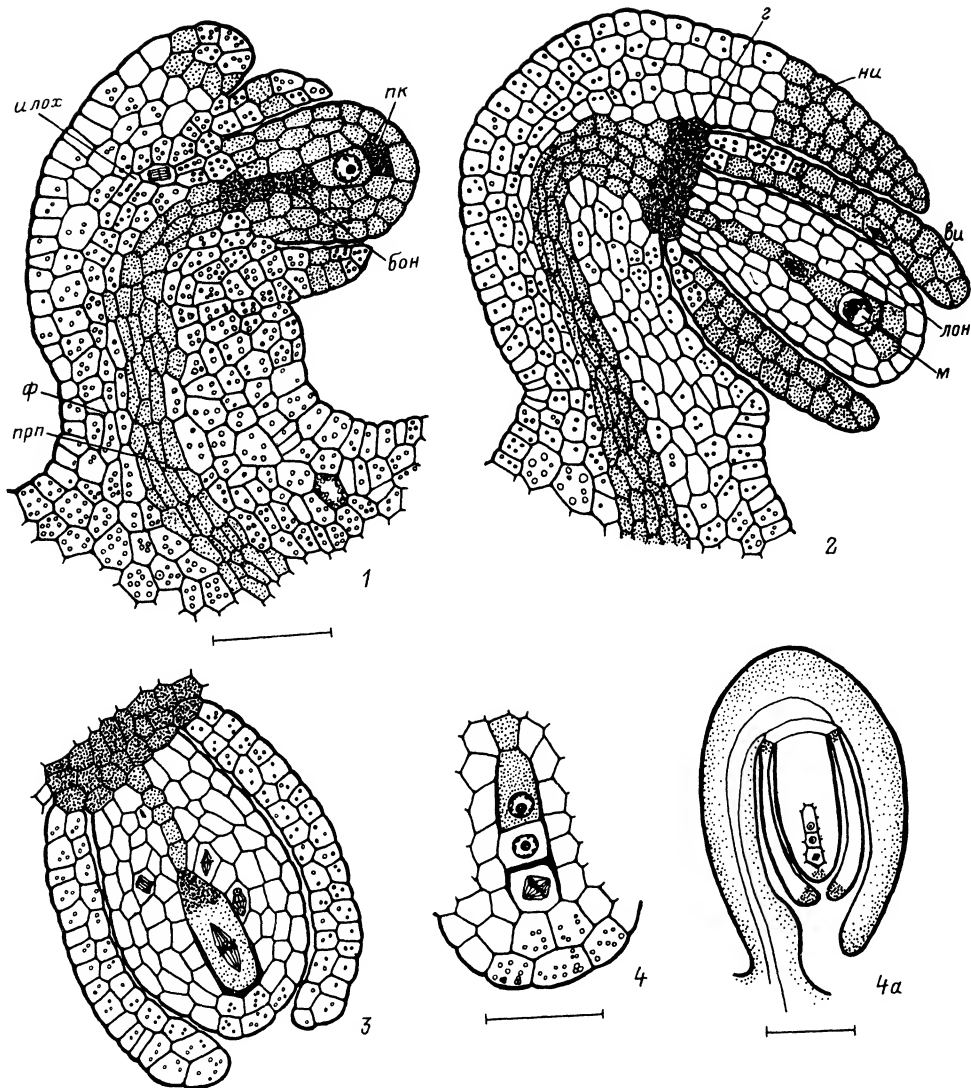


Рис. 4. Дальнейшее формирование структур семяпочки в период мегаспорогенеза.

1 — мегаспороцит перед мейозом; *2*, *3* — мегаспороцит во время деления; *4*, *4а* — формирующаяся тетрада мегаспор. *бон* — базальная область нуцеллуса, *илох* — инициали латеральной области халазы, *лон* — латеральная область нуцеллуса, *м* — мегаспороцит. Остальные обозначения те же, что на рис. 2, 3. Масштабная линейка: *1—4* — 0.03; *4а* — 0.05 мм.

Нуцеллус. Семяпочка у *L. pedemontana* крассинуцеллятная. В нуцеллусе топографически можно выделить 3 области — апикальную (над формирующимися мегаспороцитом и зародышевым мешком), базальную (непосредственно под формирующимися мегаспороцитом и зародышевым мешком) и латеральную.

Апикальная область нуцеллуса представлена париетальной тканью. По происхождению ее клетки являются производными археспориальной клетки и, как и последняя, образуются из 2-й зоны зачатка семяпочки (рис. 2, *7*; 4, *1—4*; 5, *1*, *2*; 6, *2*).

Базальной области нуцеллуса дает начало 3-я зона зачатка семяпочки (рис. 2, *5—7*). Сначала она 1-слойная (рис. 4, *1—4*), в процессе развития зародышевого мешка становится 3-слойной (рис. 5, *1*, *2*; 6, *2*).

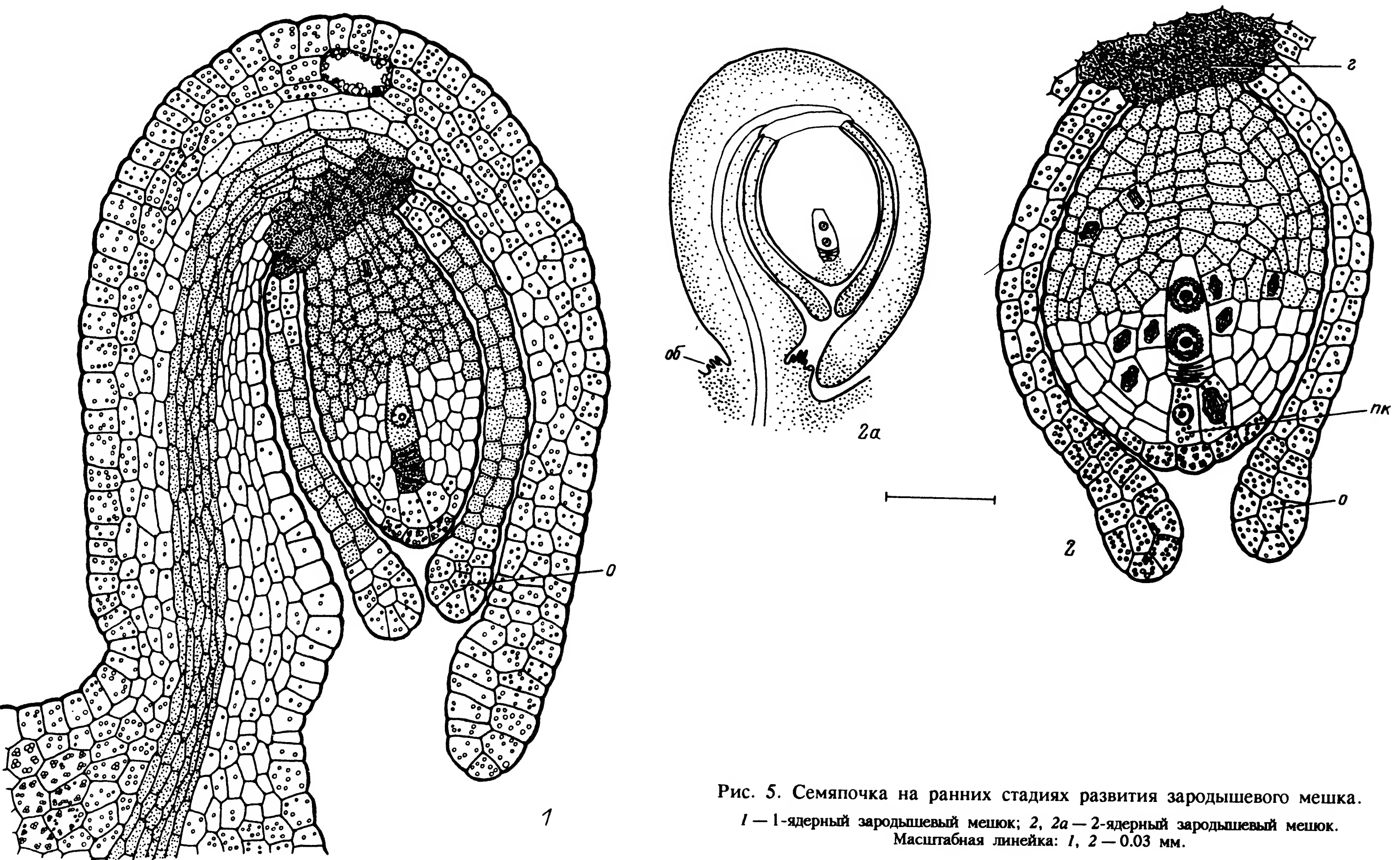


Рис. 5. Семяпочка на ранних стадиях развития зародышевого мешка.

1 — 1-ядерный зародышевый мешок; *2*, *2а* — 2-ядерный зародышевый мешок. Масштабная линейка: *1*, *2* — 0.03 мм.

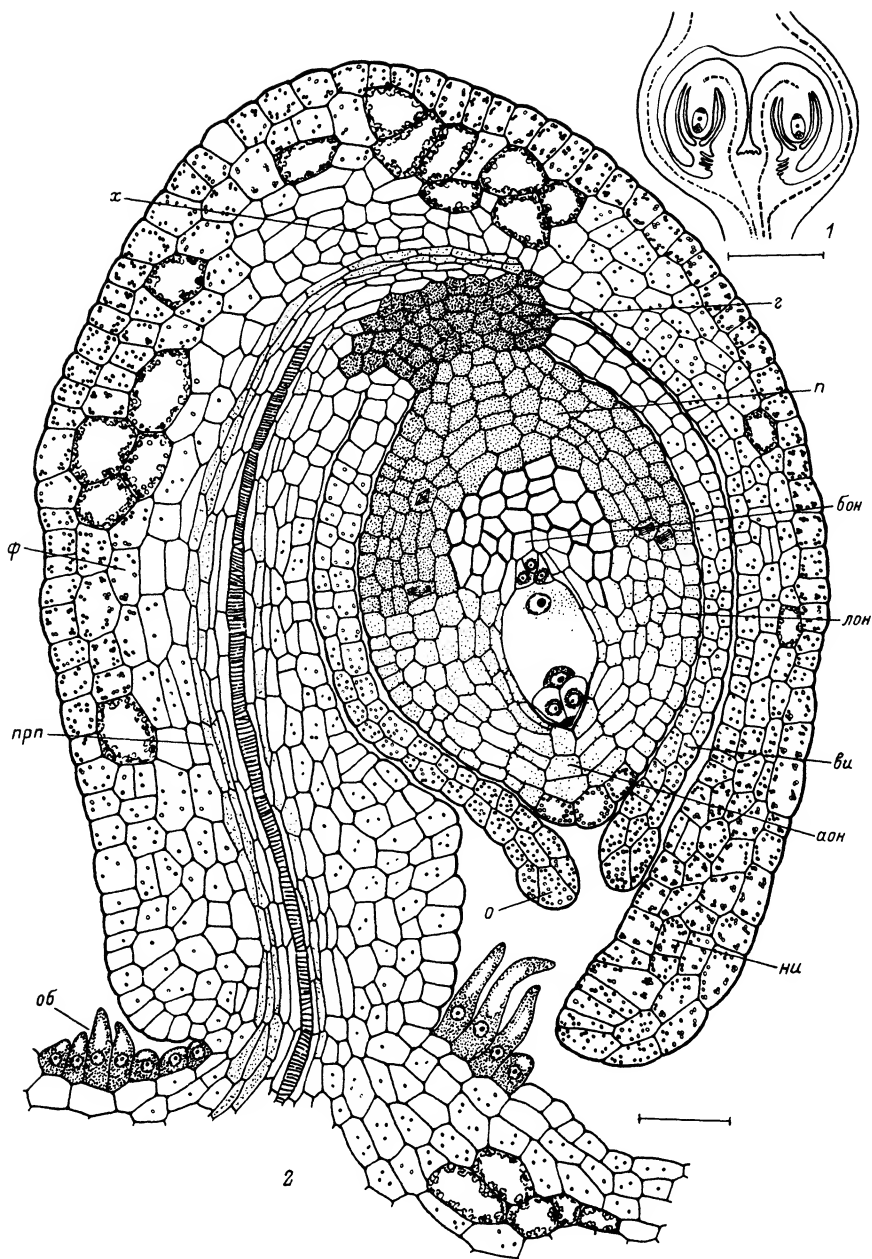


Рис. 6. Семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка.

Обозначения те же, что на рис. 3. Масштабная линейка: *1* — 0.3; *2* — 0.03 мм.

Латеральная область нуцеллуса возникает на базе 2-й зоны зачатка семяпочки (рис. 2, *2*). Еще на стадии археспориальной клетки она становится 2-слойной (рис. 2, *3—5*). Деления ее клеток на начальных стадиях мегаспорогенеза, как правило, ориентированы параллельно продольной оси нуцеллуса. Однако со стадии метафазы I мейоза изменяется характер делений в халазальной части нуцеллуса — веретена делений располагаются под углом по отношению к продольной оси нуцеллуса (рис. 4, *3*). Это в дальнейшем приводит к формированию многослойной структуры — подиума (рис. 5, *1*, *2*; 6, *2*). Халазальная часть нуцеллуса, трансформирующаяся в подиум, отличается от микропилярной не только структурно, но, вероятно, и функционально: здесь отмечаются высокие уровни содержания белков и декстринов (рис. 3, *7—9*; 6, *2*). Необходимо отметить, что на стадии зрелого зародышевого мешка оболочки некоторых клеток халазальной части нуцеллуса вблизи антипод дают интенсивную ШИК-положительную реакцию на полисахариды. В самих клетках не обнаруживаются ни крахмал, ни декстрины, ни белки. После оплодотворения, когда возникает гелобиальный эндосперм и его базальная клетка функционирует как гаусторий, эти клетки первыми подвергаются деструкции и полному разрушению.

Интегументы. Семяпочка с 2 интегументами. Наружный и внутренний интегументы возникают почти одновременно в виде кольцевых валиков. Их инициация происходит за счет периклинальных делений клеток эпидермы зачатка семяпочки чуть выше уровня дифференцирующихся клеток гипостазы. Клетки эпидермы в зоне формирования лежат в 2 слоя и отличаются от окружающих клеток крупными размерами и часто большими ядрами (рис. 2, *6*, *7*). Внутренний интегумент 2-слойный. В его апикальной части на стадии 1-ядерного зародышевого мешка формируется оперкулум (рис. 5, *1*). Наружный интегумент 4—5-слойный (рис. 6, *2*). Микропиле образовано обоими интегументами.

Халаза семяпочки довольно массивная. Ее латеральная область представлена преимущественно крупными клетками, в которых накапливаются танины. На границе внутренней области халазы, нуцеллуса и интегументов формируется гипостаза. Гипостаза начинает дифференцироваться еще в зачатке семяпочки (рис. 2, *5*, *6*) и постепенно становится 4—5-слойной (рис. 4, *1—4*; *5*, *1*, *2*; 6, *2*). Клетки гипостазы до оплодотворения не заполнены танинами, а их оболочки не лигнифицированы. В течение всего периода развития семяпочки в клетках гипостазы выявляется высокий уровень содержания белков и декстринов, что, вероятно, свидетельствует о высокой метаболической активности клеток (рис. 3, *3—9*; 4, *1—4*; 5, *1*, *2*; 6, *2*).

Фуникулус. Семяпочка анатропная. Имеется рафе, возникающее в результате конгенитального срастания фуникулуса и наружного интегумента. Фуникулус многослойный; в отдельных клетках его периферической части аккумулируются танины (рис. 6, *2*).

Обтуратор. На плацентарных выростах, формирующихся на общей колонке в основании завязи, со стадии 2-ядерного зародышевого мешка начинает развиваться плацентарный обтуратор — ткань секреторного типа, представленная сосочковидными клетками эпидермы и дающая интенсивную реакцию на декстрины (рис. 5, *2а*; 6, *1*, *2*). Обтуратор сохраняет свои структуру и высокую физиологическую активность на протяжении всего развития семяпочки и семени.

Проводящая система семяпочки представлена одним проводящим пучком, отходящим от общего пучка в центре цветоложа. Он проходит по фуникулусу, заходит в халазу и оканчивается вблизи гипостазы. Сначала проводящий пучок состоит из 4—6 тяжей прокамбиальных клеток (рис. 2, *6*, *7*; 4, *1*, *2*; 5, *1*); в семяпочке перед оплодотворением в нем дифференцируются сосуды с лестничными утолщениями (рис. 6, *2*).

Археспорий, мегаспороцит, зародышевый мешок. На ранних стадиях развития в субэпидерме зачатка семяпочки выделяются, как правило, 3 клетки (рис. 2, *2*). Одна из этих клеток (реже 2 клетки) дифференцируется

в археспориальную клетку, а 2 другие являются инициальными клетками латеральной области нуцеллуса (рис. 2, *2—5*). Все эти клетки характеризуются более крупными ядрами и высоким содержанием декстринов (рис. 2, *2*). Постепенно от окружающих клеток начинает отличаться только археспориальная клетка. В ней обнаруживается интенсивная реакция на декстрины и белки. После образования спорогенной и париетальной клеток в них по сравнению с археспориальной клеткой наблюдается снижение реакции на декстрины (рис. 2, *5—7*).

Для мегаспороцита перед мейозом характерен средний уровень содержания декстринов и высокий — белков (рис. 3, *4а*; 4, *1*). В течение профазы I мейоза в оболочке мегаспороцита начинает откладываться каллоза и повышается уровень содержания декстринов (рис. 4, *2*). Однако начиная со стадии метафазы I мейоза наблюдается снижение содержания как декстринов, так и белков, тогда как мощность отложения каллозы в оболочке мегаспороцита возрастает (рис. 3, *6а*; 4, *3*). В мегаспороците наиболее сильно белки выявляются вокруг делящегося ядра, а декстрины — в халазальной части мегаспороцита. В образующейся линейной, реже Т-образной тетраде мегаспор каллоза выявляется главным образом в радиальных стенках халазальной мегаспоры, радиальных и внутренней тангенциальной стенках делящейся микропилярной клетки диады (рис. 4, *4*), белки локализованы около ядра (рис. 3, *7а*), а декстрины в небольшом количестве — по всей цитоплазме халазальной мегаспоры (рис. 4, *4*). Характер локализации белков и декстринов, а также уровень их содержания в халазальной мегаспоре сохраняются и на первых стадиях формирования зародышевого мешка (рис. 3, *7а*; 5, *1*).

Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. В 3 верхних мегаспорах тетрады сначала отмечается интенсивная реакция на декстрины и белки (рис. 3, *7а*; 5, *1*), но постепенно в процессе дегенерации мегаспор эта реакция снижается. В 2-ядерном зародышевом мешке как белки, так и декстрины аккумулируются преимущественно вокруг его ядер (рис. 3, *8а*; 5, *2*). В зрелом зародышевом мешке наибольший уровень содержания белков присущ прежде всего антиподам, а также синергидам и яйцеклетке вокруг их ядер, тогда как высокий уровень содержания декстринов отмечается вблизи ядер клеток яйцевого аппарата. Следует отметить, что небольшие количества как белков, так и декстринов обнаруживаются вокруг вторичного ядра центральной клетки (рис. 6, *2*).

Обсуждение

Сем. *Juncaceae* относится к числу семейств, недостаточно изученных эмбриологически (Анисимова, 1990). В литературе практически отсутствуют данные о ранних стадиях развития семяпочки и динамике ее структур. Как показали наши исследования, закономерности при формировании зачатка семяпочки у *Luzula pedemontana* сходны с таковыми у изученного ранее вида *Nymphaea gigantea* Hook. (Шамров, Винтер, 1991). Установлено, что образованию археспориальных клеток предшествуют периклинальные деления отдельных субэпидермальных клеток плаценты в месте формирования зачатка семяпочки. Согласно классификации F. Bouman (1984), такой зачаток семяпочки следовало бы определить как 2-зонный. Однако к моменту дифференциации структур в зачатке семяпочки четко выделяются эпидерма, субэпидерма и нижележащий слой клеток, т. е. зачаток семяпочки у *Luzula pedemontana* 3-зонный. Кроме того, в случае 2-зонных зачатков, как правило, семяпочки становятся тенуинуцеллятными. У *Luzula*, так же как и у *Nymphaea*, семяпочки крассинуцеллятные.

Нами прослежен генезис структур семяпочки у *Luzula pedemontana.* Из 1-й зоны 3-зонного зачатка семяпочки возникают интегументы. 2-я зона дает начало археспориальной клетке, апикальной (париетальная ткань) и латеральной обла-

стям нуцеллуса, латеральным областям гипостазы, собственно халазы и фуникулуса. 3-я зона (осевой ряд клеток) формирует только базальную часть нуцеллуса, центральную часть гипостазы и проводящий пучок в фуникулусе и собственно халазе.

В дополнение к литературным данным нами (Anisimova, Shamrov, 1992; настоящая статья) впервые обнаружены оперкулум, подиум и плацентарный обтуратор. Первыми в зачатке семяпочки еще на стадии археспориальной клетки инициируются центральные клетки гипостазы и прокамбиальные клетки. Нуцеллус и оба интегумента дифференцируются во время образования спорогенной и париетальной клеток. Разные исследователи вкладывают неодинаковый смысл в понятия «гипостаза» и «подиум». Нами предложена оригинальная трактовка этих понятий (Shamrov, 1992), которые более подробно будут обсуждаться в статье о развитии семени у *L. pedemontana.* Здесь же мы отметим, что подиум начинает выделяться в халазальной части нуцеллуса за счет изменения характера делений клеток на стадии метафазы I мейоза в мегаспороците. Оперкулум формируется в апикальной части внутреннего интегумента к началу развития зародышевого мешка. Гипостаза в сформированной семяпочке представлена тонкостенными клетками. К ней подходит проводящий пучок, в котором перед оплодотворением дифференцируются сосуды с лестничными утолщениями. В литературе для многих видов родов *Juncus* и *Luzula* отмечено наличие обтураторов, возникающих из наружного интегумента (Brenner, 1922; Shah, 1963; и др.). В зрелом семени они преобразуются в ариллусы (Вовк, 1985). По нашим данным, у *L. pedemontana* обтуратор по происхождению является плацентарным и представляет собой ткань секреторного типа. Плацентарный обтуратор существует в течение всего развития семени, но не трансформируется ни в ариллус, ни в ариллоид, а образует так называемый плацентарный вырост (Данилова, Кирпичников, 1985).

Данные по общей морфологии сформированной семяпочки у *L. pedemontana* свидетельствуют о сходстве ее основных структур со структурами семяпочек других видов сем. *Juncaceae* (Laurent, 1903, 1904; Brenner, 1922; Zaman, 1950; Shah, 1963; Eleuterius, 1984; Анисимова, 1990). Семяпочка анатропная, с 2 интегументами, крассинуцеллятная. Микропиле образовано внутренним интегументом у *Juncus* и обоими интегументами — у *Luzula.* Наружный интегумент 2-слойный у *Juncus* и 4—5-слойный — у *Luzula.* Внутренний интегумент у представителей обоих родов 2-слойный.

Некоторые авторы, изучавшие развитие семяпочки в сем. *Juncaceae* (Brenner, 1922; Zaman, 1950; Shan, 1963), отмечали в нуцеллусе наличие 2—3 археспориальных клеток, из которых только одна делится с образованием спорогенной и париетальной клеток. По нашему мнению, развитие археспория у представителей сем. *Juncaceae* происходит в соответствии с классификацией, предложенной А. Н. Сладковым и Н. А. Гревцевой (1989). Однако его следует определить как ложномногоклеточный, а не ложноодноклеточный. Еще в формирующемся зачатке семяпочки в субэпидерме обнаруживаются 3 клетки, которые отличаются от окружающих клеток большими размерами и крупными ядрами. Только центральная клетка становится археспориальной, тогда как латеральные клетки представляют собой инициальные клетки латеральной области нуцеллуса. Как нам удалось установить, в случае дифференциации 2 археспориальных клеток в основании каждой из них формируется собственный тяж клеток.

У изученных видов сем. *Juncaceae*, за исключением *Juncus roemerianus* (Eleuterius, 1984), преобразование археспориальной клетки в мегаспороцит происходит с отделением париетальной клетки и формированием в дальнейшем 1—2-слойной париетальной ткани. У *Luzula pedemontana*, по нашим данным, париетальная ткань 3—4-слойная. Тетрада мегаспор линейная, реже Т-образная. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу.

Зрелый зародышевый мешок удлиненно-овальной формы. У *Juncus bufonius* L. (Brenner, 1922; Shah, 1963), *J. effusus* L., *J. prismatocarpus* Br. (Zaman, 1950) и *J. filiformis* L. (Анисимова, 1990) синергиды удлиненные, с ядрами в апикальной части клеток. У *J. filiformis* (Анисимова, 1990) и *Luzula pedemontana* (настоящая статья) в синергидах формируется нитчатый аппарат. У большинства представителей семейства имеются 3 небольшие антиподы, которые сохраняются до ранних стадий эмбриогенеза. Для *Juncus bufonius* сведения относительно времени существования антипод противоречивы. По мнению M. Laurent (1903), антиподы функционируют до и после оплодотворения. При этом одна из антипод (обычно центральная) к моменту оплодотворения становится более крупной и дифференцируется по типу яйцеклетки. По данным C. Snah (1963), антиподы у этого вида небольшие и эфемерные. Полярные ядра у представителей семейства сливаются вблизи яйцевого аппарата, затем образующееся вторичное ядро постепенно перемещается в нижнюю часть центральной клетки.

На основании результатов структурно-гистохимического исследования нами выявлен ряд морфогенетических и морфофизиологических корреляций в процессе развития семяпочки у *L. pedemontana*. Кроме того, прослежена динамика некоторых пластических веществ (общих белков, крахмала, декстринов и танинов) в структурах и тканях семяпочки. Эти данные в связи с обсуждением вопросов о критических стадиях развития и путях поступления веществ в семяпочку и семя, так же как и особенности трансформации структур семяпочки в ходе развития семени, будут рассмотрены в следующей статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисимова Г. М. Семейство *Juncaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1990. Т. 5. С. 183—187. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Колесова Г. Е.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1179—1183. — *Винтер А. Н., Шамров И. И.* Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (*Nymphaeaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 3. С. 378—390. — *Вовк А. Г.* Семейство *Juncaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 158—161. — *Данилова М. Ф., Кирпичников М. Э.* Словарь терминов // Сравнительная анатомия семян. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 8—32. — *Дженсен У. А.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с. — *Сладков А. Н., Гревцова Н. А.* О формировании стенки мегаспорангия покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 75—79. — *Шамров И. И.* Семейство *Gentianaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1987. Т. 4. С. 137—145. — *Шамров И. И.* Развитие семяпочки и особенности строения зародышевого мешка у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 2. С. 213—222. — *Шамров И. И.* Семяпочка *Gentiana cruciata* (*Gentianaceae*): структурно-функциональные аспекты развития // Бот. журн. 1990а. Т. 75. № 10. С. 1363—1379. — *Шамров И. И.* Семейство *Liliaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1990б. Т. 5. С. 63—74. — *Шамров И. И.* Семейство *Hemerocallidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1990в. Т. 5. С. 83—87. — *Шамров И. И., Винтер А. Н.* Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (*Nymphaeaceae* // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1072—1083. — *Шамров И. И., Никитичева З. И.* Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60. — *Anisimova G. M., Shamrov I. I.* Ovule development and structure peculiarities in *Luzula pedemontana* (*Juncaceae*) // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, USSR, 1992. P. 45—46. — *Batygina T. B. Shamrov I. I., Titova G. E., Vasilyeva V. E.* Concurrent development of the ovule structures in some flowering plants // Abstr. Int. Symp. «Angiosperm pollen and ovules. Basic and applied aspects». Villa Olmo, Como, Italy, 1991. P. 5. — *Bouman F.* The ovule // Embryology of Angiosperms. Berlin etc.: Springer-Verlag, 1984. P. 123—157. — *Brenner W.* Zur Kenntnis der Blütenentwicklung einiger Juncaceen // Acta Soc. Sci. Fenn. 1922. Vol. 50. N 4. P. 1—37. — *Eleuterius L. N.* Female gametophyte development in *Juncus roemerianus* // Bull. Torrey Bot. Club. 1984. Vol. 111. N 4. P. 445—450. — *Laurent M.* Sur la formation de l'oeuf et la multiplication d'une antipode dans les Joncées // C. R. Acad. Sci. Paris. 1903. T. 137. P. 499—500. — *Laurent M.* Recherches sur le développement des

Joncées // Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 12. 1904. T. 19. P. 97—194. — *Shah C. K.* The life history of *Juncus bufonius* Linn. // J. Indian Bot. Soc. 1963. Vol. 42. N 2. P. 238—251. — *Shamrov I. I.* Structural and functional aspects of ovule development in some flowering plants // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction». Leningrad, USSR, 1992. P. 501—502. — *Zaman B.* The embryology of *Juncus prismatocarpus* Br. and *J. effusus* Linn. // Proc. Indian Acad. Sci. (B). 1950. Vol. 31. N 4. P. 223—234.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 9 III 1992

УДК 581.16 : 581.5 : 576.312.37

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

Г. А. Козлечков, О. Н. Жамсаранова

ГЕНЕРАТИВНОЕ УСИЛИЕ У ПШЕНИЦ И ЭГИЛОПСОВ

G. A. KOZLECHKOV, O. N. ZHAMSARANOVA. GENERATIVE EFFORT IN *TRITICUM* AND *AEGILOPS* (*POACEAE*)

На структурных уровнях побега и целостного растения установлено наличие прямолинейной положительной зависимости числа и совокупной массы зерновок от величины надземной вегетативной массы побега и общей вегетативной массы всего растения, включая корни. Энергетический аспект генеративного усилия выражается различными численными значениями коэффициентов регрессий. Вид связи устойчив, не зависит от уровней минерального питания, геномного состава и уровней плоидности растений, воспроизводим во времени и поэтому имеет статус закономерности. При упорядоченном характере связи предполагается наличие системы регуляции, которая приводит число и массу генеративных элементов растения в эквивалентное соответствие с его вегетативной базой в различных условиях среды.

Функционирование растений и их приспособление к конкретным условиям среды интегрированно выражается в процессах роста и морфогенеза соответствующей структуры растения. Его вегетативная сфера и генеративные элементы связаны как донор и акцептор. Следовательно, реакция генеративных элементов на условия среды опосредуется через вегетативную сферу. Это лежит в основе связи условия среды—вегетативная сфера—генеративные элементы растения. Однако реализация связи между вегетативной и генеративной сферами, сама реализация онтогенеза возможны лишь при достижении вегетативной сферой некоторого минимума по массе и числу фитомеров (Holdsworth, 1956; Серебрякова, 1971; Зайцев, 1983; Злобин, 1989). Обязательность вегетативного периода оценивается как часть эволюционной стратегии, связывающей адаптацию растений и их размеры. При этом конкретные возможные механизмы, обеспечивающие реализацию ювенильного периода онтогенеза, могут быть весьма различными (Бернье и др., 1985). По нашему мнению (Козлечков и др., 1984), связь вегетативной и генеративной сфер растения вытекает из факта эволюции жизненного цикла, приведшей к объединению гаметофита и спорофита в единую целостную систему на базе жизненной формы спорофита. При этом спорофит стал выполнять основные функции по связыванию солнечной энергии, самопостроению тела, приспособлению к условиям суши, обеспечению автономности полового процесса, морфогенезу семязачатков и обеспечению их запасом питательных веществ. Гаметофит подвергся глубокой редукции, потерял автономность как автотрофный организм, выполняя главным образом функцию полового процесса, обеспечивая генетическое разнообразие зачатков последующего поколения. Таким образом, у высшего семенного растения отмеченные функции, как и само существование спорофита и гаметофита, могут иметь биологический смысл и реализоваться только в единой целостной системе для ее воспроизводства в цепи поколений. Вот почему в процессе эволюции с неизбежностью должна была возникнуть подсистема, регулирующая соотношение вегетативных и генеративных

элементов как единой целостной системы, поскольку единица фотосинтезирующей поверхности способна обеспечить лишь определенное, а не любое произвольное число генеративных элементов и их массу.

Цель настоящей работы — показать феноменологическое проявление связи вегетативная сфера—генеративные элементы растения, ее характер, степень устойчивости и пути ее возможного применения. Для этой цели были использованы результаты экспериментов, проведенных авторами, по исследованию влияния уровней азотного питания на морфоструктурные реакции растений и их продуктивность.

Материал и методика исследований

Объекты исследования: *Triticum urartu* Thum. ex Gandil. (K 363364), *T. boeoticum* Boiss. (K 40118), *T. timopheevii* Zhuk. (K 29566), *T. kiharae* Dorof. et Migusch. (K 47897), *T. durum* Desf., сорт Amber (K 31526), *T. aestivum* L., сорта Московская 35 (K 48762) и Бирюсинка (K 47875), *Aegilops longissima* (Schweinf. et Muschl.) Eig. (K 191), *A. tauschii* subsp. *strangulata* (Eig.) Tzvel. (K 109), *A. speltoides* Tausch. (K 1597).

Растения выращивались на вегетационной площадке с пленочным покрытием, в сосудах объемом 4.6 л, на почвенно-песчаном субстрате при соотношении почва—песок 1 : 6. Влажность субстрата поддерживалась на уровне 70% от предельной полевой влагоемкости. Варианты опытов различались по дозам азота. Размерность доз — 1 г на 1 кг субстрата. Варианты опыта 1988 г.: исходный фон по фосфору и калию — $P_{0.20}$, $K_{0.20}$; дозы по азоту — $N_{0.05}$, $N_{0.10}$, $N_{0.20}$, $N_{0.40}$. Число растений в сосуде — 8. Варианты опыта 1989 г.: исходный фон по фосфору и калию — $P_{0.20}$, $K_{0.25}$; дозы по азоту — $N_{0.00}$, $N_{0.015}$, $N_{0.15}$. Число растений в сосуде — 5. Число сосудов в каждом варианте опытов в оба года исследований — 6.

По ходу роста нечетные листья главных побегов этикетировались. Корневую систему растений отмывали в период полной спелости. Морфоструктурный анализ и определение индивидуальной продуктивности проводили после высушивания в камеральный период. Статистические показатели определяли по Б. А. Доспехову (1985), а уравнения регрессии получали по алгоритму, предложенному И. Д. Соколовым (1987).

Выращивание в микрогруппах при различных уровнях минерального питания позволяет получить растения, существенно различающиеся по общей вегетативной массе и индивидуальной продуктивности (масса зерна, количество зерновок). Для обоснования наличия связи вегетативной и генеративной сфер необходимо показать, что с изменением величины общей вегетативной массы (интегральный признак вегетативной сферы) изменяются общая масса и число генеративных элементов. При этом необходимо, чтобы это сопряженное изменение было упорядоченным. Только при этом условии можно говорить о связи как об отражении работы системы регуляции между вегетативной и генеративной сферами растения. Оценка связи затрагивается обычно при обсуждении актов и стратегии размножения. В репродуктивной биологии ее показателями являются число семяпочек, приходящихся на особь или на генеративный побег, а также производные от этого первоисходного показателя — число завязавшихся плодов и сформировавшихся семян (Левина, 1981). Сходные показатели используются в геоботанике. В экологии существует энергетический аспект оценки связи. Ее показателем является репродуктивное усилие, которое выражает вклад особи в построение и формирование своих генеративных элементов. Э. Пианка (1981) полагает, что мерой такого вклада может быть отношение массы репродуктивных органов к массе всего организма. В популяционной биологии в качестве показателей репродуктивного усилия используется также отношение массы или числа генеративных элементов к общей площади листьев особи (Злобин, 1989). В

физиологии и агрономии связь вегетативной и генеративной сфер растения оценивается по хозяйственно полезной биомассе ($K_{хоз}$). У хлебных зерновых злаков она представлена зерном. При использовании $K_{хоз}$ масса зерна ставится в соотношение с надземной фитомассой или со всей биомассой, куда входит и само зерно (Ничипорович, 1975; Кумаков, 1985). Представляется более корректным генеративную сферу как акцептор (зависимая переменная) рассмотреть в соотношении со всей вегетативной сферой как донором (независимая переменная); взаимосвязь этих сфер реализуется в растении как целостной системе.

Результаты и их обсуждение

Структурной единицей, в которой реализуется связь вегетативной и генеративной сфер, является побег. Поскольку массу корней, эквивалентно обслуживающую только главный побег растения, вычленить практически невозможно, генеративная сфера побега сопоставлялась с его надземной вегетативной массой (листовые пластинки и влагалища, междоузлия, чешуи и стержень колоса). Исследования показали, что величина надземной вегетативной массы, масса зерна и число зерновок связаны прямолинейной положительной зависимостью (рис. 1; табл. 1, 2).

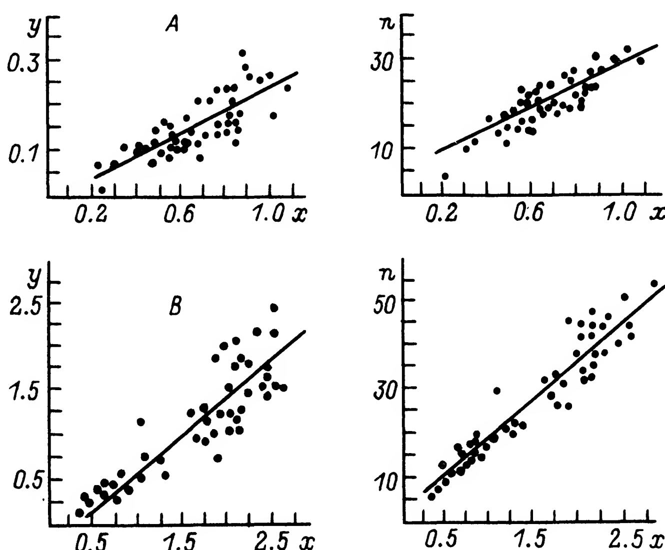


Рис. 1. Зависимость массы зерна (y, г) и числа зерновок (n) главного побега от его надземной вегетативной массы (x, г) у растений *Aegilops longissima* (*A*) и *Triticum aestivum* (*B*).

При анализе связи целесообразно рассмотреть три ее аспекта — вид, степень устойчивости и величину коэффициентов пропорциональности, определяющую меру количественного соотношения взаимосвязанных переменных (в данном случае число и массу зерновок и вегетативную массу). Связь, как это следует из полученных данных, является прямолинейной положительной. Ее вид не зависит от геномного состава, плоидности исследованных видов и условий минерального питания. При изменении уровня азотного питания от дефицитного ($N_{0.05}$) до избыточного ($N_{0.40}$) вегетативная масса побега может измениться до 5 раз, но ее связь с порождаемым ею зерном (масса, число зерновок) остается прямолинейной положительной. Если при этом угловой коэффициент в уравнении регрессии остается постоянным, то это означает, что единица вегетативной массы

ТАБЛИЦА 1

Зависимость массы зерна (y, г) и числа зерновок (y) главного побега от его надземной вегетативной массы (x, г) у растений эгилопсов и пшеницы (1988 г.)

Виды	Дозы азота	Уравнения регрессии	*a*	*n*
		Масса зерна		
T. boeoticum (A^b)	0.05—0.40	$y = 0.34x - 0.02$	0.77±0.07	86
A. speltoides (G)	0.05—0.40	$y = 0.12x + 0.04$	0.60±0.13	38
T. timopheevii (A^bG)	0.05; 0.10	$y = 0.51x - 0.02$	0.68±0.11	46
	0.20	$y = 0.55x - 0.17$	0.59±0.17	24
	0.40	$y = 0.48x - 0.25$	0.69±0.16	23
T. kiharae (A^bGD)	0.05—0.40	$y = 0.41x - 0.03$	0.52±0.09	90
T. urartu (A^u)	0.05—0.40	$y = 0.33x + 0.02$	0.54±0.09	91
A. longissima (B)	0.05—0.40	$y = 0.26x - 0.01$	0.77±0.09	57
A. tauschii (D)	0.05—0.40	$y = 0.12x + 0.15$	0.26±0.10	103
T. durum (A^uB)	0.05; 0.40	$y = 0.73x - 0.25$	0.86±0.07	47
	0.10; 0.20	$y = 0.77x - 0.02$	0.84±0.08	46
T. aestivum (A^uBD) Московская 35	0.05—0.20	$y = 0.68x + 0.09$	0.79±0.07	70
	0.40	$y = 0.74x - 0.35$	0.78±0.14	23
	0.20*	$y = 0.63x + 0.09$	0.92±0.05	66
		Число зерновок		
T. urartu (A^u)	0.05—0.40	$y = 23.0x + 8.33$	0.71±0.07	91
A. longissima (B)	0.05—0.40	$y = 26.5x + 6.35$	0.67±0.10	57
T. aestivum (A^uBD) Московская 35	0.05—0.40	$y = 10.2x + 16.30$	0.47±0.09	95
	0.20*	$y = 21.1x + 3.19$	0.93±0.05	66

Примечание. * Полная питательная смесь вносилась по морфофазам; *a* — коэффициент линейной корреляции с ошибкой; *n* — объем выборки; в скобках — геномная формула.

ТАБЛИЦА 2

Зависимость массы зерна (y, г) и числа зерновок (y) главного побега от его надземной вегетативной массы (x, г) у растений эгилопсов и пшеницы (1989 г.)

Виды	Дозы азота	Уравнения регрессии	*a*	*n*
		Масса зерна		
T. urartu (A^u)	0.015; 0.15; *c*; *d*	$y = 0.32x - 0.01$	0.82±0.09	45
A. longissima (B)	0.015; 0.15; *c*; *d*	$y = 0.25x - 0.01$	0.80±0.09	51
T. aestivum (A^uBD) Бирюсинка	0.015; 0.15; *c*; *d*	$y = 0.87x - 0.24$	0.90±0.06	63
T. aestivum (A^uBD) Московская 35	0.015; 0.15; *c*; *d*	$y = 0.79x - 0.14$	0.90±0.06	59
	m	$y = 0.94x + 0.01$	0.91±0.07	35
		Число зерновок		
T. urartu (A^u)	0.015; 0.15; *c*; *d*	$y = 30.9x - 1.33$	0.87±0.07	45
A. longissima (B)	0.015; 0.15; *c*; *d*	$y = 24.2x + 4.54$	0.84±0.08	51
T. aestivum (A^uBD) Бирюсинка	0.015; 0.15; *c*; *d*	$y = 25.6x - 1.47$	0.92±0.05	63
T. aestivum (A^uBD) Московская 35	0.015; 0.15; *c*; *d*	$y = 17.0x + 2.50$	0.94±0.04	59
	m	$y = 19.9x + 5.26$	0.88±0.08	35

Примечание. *c* — без внесения азота, фон $P_{0.20}$, $K_{0.25}$; *d* — без внесения NPK; *m* — с внесением азота в дозе 0.15 г. д. в. по морфофазам, фон $P_{0.20}$, $K_{0.25}$.

«легкого» и «тяжелого» побегов какого-либо вида порождает число зерновок и их совокупную массу в одной и той же пропорции.

Дефицит минерального питания для особей можно создавать на различных по длительности отрезках онтогенеза путем разового однократного внесения полной питательной смеси в субстрат по морфофазам главного побега, начиная с момента окончания формирования его первого листа и далее при формировании

каждого очередного листа, кончая флаговым. Такой эксперимент был проведен с мягкой пшеницей сорта Московская 35. В результате были получены существенно различные по массе особи растений и их главные побеги, тем не менее их связь с массой зерна и числом зерновок осталась прямолинейной положительной (табл. 1, 2). Об устойчивости вида связи свидетельствует также воспроизводимость ее характера во времени. Все это позволяет думать, что вид связи (прямолинейный положительный) является отражением общесистемного свойства, связанного, по нашему мнению, с необходимостью наличия подсистемы регуляции соотношения вегетативной и генеративной сфер растения. Исходя из закона гомологических рядов наследственной изменчивости, можно было ожидать, что такой вид связи возможен и у других представителей злаковых растений. Действительно, в 1991 г. нами получена прямолинейная положительная зависимость массы зерна побегов (y) от их надземной вегетативной массы (x) у растений ячменя ($y = 0.64x + 0.25$) и овса ($y = 0.84x - 0.06$), выращенных в условиях поля. Коэффициенты линейной корреляции — более 0.90.

Существенным представляется третий аспект связи. Он заключается в эволюционной тенденции (рис. 2) роста численного значения удельной зерновой

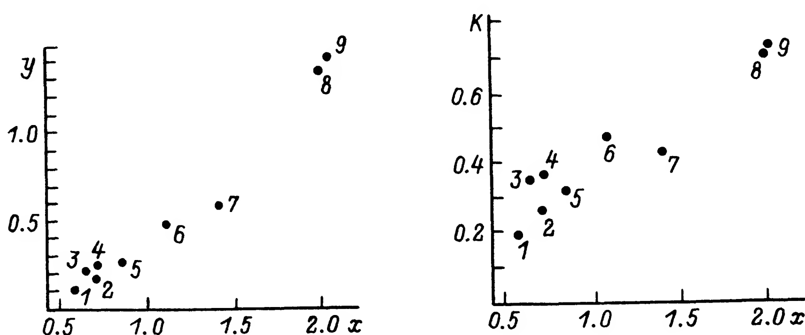


Рис. 2. Связь массы зерна (y, г) и величины коэффициента удельной зерновой продуктивности (K) главных побегов со средними значениями их надземной вегетативной массы (x, г) у растений *Aegilops speltoides* (*1*), *A. longissima* (*2*), *A. tauschii* (*3*), *Triticum urartu* (*4*), *T. boeoticum* (*5*), *T. timopheevii* (*6*), *T. kiharae* (*7*), *T. durum* (*8*), *T. aestivum* (*9*).

продуктивности побегов (отношение массы зерна побега к его надземной вегетативной массе), различных по геномному составу и по плоидности видов, по мере возрастания среднего веса вегетативной массы их побегов. Это означает, что с ростом средней вегетативной массы побега каждая ее единица «порождает» зерно в возрастающем соотношении. Так, средний вес дикорастущих диплоидов находится в интервале 0.5—0.8 г, а коэффициенты удельной зерновой продуктивности — 0.12—0.36 соответственно. Вес главных побегов тетраплоида *T. timopheevii* и гексаплоида *T. kiharae* находится в интервале 1.0—1.5 г, а коэффициенты — 0.4—0.5. Побеги твердой и мягкой пшеницы при среднем весе их надземной вегетативной массы около 2 г имеют удельные коэффициенты зерновой продуктивности в интервале 0.70—0.72. Этот анализ показывает, что в процессе эволюции средняя масса побегов пшеницы существенно возросла и соответственно возросли удельные коэффициенты зерновой продуктивности. Понимание этой связи роста массы побега и величины его удельной зерновой продуктивности представляется актуальным и важным. Из данных по экологии (Одум, 1975; Пианка, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1987) известно, что величина энергии, затрачиваемая на поддержание жизнедеятельности единицы биомассы растительного или животного организма, а также общие размеры организма связаны обратной зависимостью. Несмотря на то что более крупные организмы суммарно тратят на поддержание жизнедеятельности своих структур энергии

больше, чем мелкие, в расчете на единицу веса эти удельные расходы оказываются меньшими. Согласно Ю. Одум (1975 : 103), возможное объяснение этой зависимости таково: «Различные теории, объясняющие наблюдаемую тенденцию, исходят из роли диффузии; действительно, у крупных организмов площадь поверхности, через которую может идти диффузия, на грамм веса меньше, чем у мелких животных. Однако общепринятого объяснения связи между размерами и метаболизмом пока нет». Существует также другое возможное объяснение, которое исходит из «программы дикаря»: «Сельское и лесное хозяйство, животноводство, разведение водорослей в культуре и т. п. требуют огромных потоков дополнительной энергии, которая выполняет немалую часть работы, в естественных условиях производящуюся за счет самой системы. При появлении этой дополнительной поддержки виды, входящие в естественную систему, оказываются не приспособленными к новой ситуации, поскольку их генетическая программа заставляет их по-прежнему выполнять всю работу, никакого выигрыша не получается. Но виды, не приспособленные к «самообслуживанию», в таких условиях получают преимущество и им благоприятствует как искусственный, так и естественный отбор» (Одум, 1975 : 64).

Как показывает анализ, средние вегетативные массы побегов эгилопсов, дикорастущей и культурной пшеницы существенно различны. По нашему мнению, согласно генетической программе «дикаря», формируется растение с системой более легких, чем у культурных видов, побегов, и поэтому они могут иметь более высокие удельные расходы энергии на их поддержание. Эксперименты показали, что особи эгилопсов и дикорастущей пшеницы могут создавать общую фитомассу, равную фитомассе легковесных особей культурной пшеницы. В отличие от последней фитомасса дикаря представлена гораздо бóльшим числом существенно более легких побегов. Если такими равными по массе особями будет связано через фотосинтез одинаковое количество энергии, то ее последующее возможное использование будет различным: у дикаря как удельные, так и общие ее затраты на поддержание жизнедеятельности структур особи будут бóльшими. У особей культурной пшеницы расходы энергии на поддержание будут меньшими, следовательно, останется больше энергии, которую растение сможет использовать на продолжающийся морфогенез вегетативных или генеративных структур и сформировать их более крупными.

Связь вегетативной и генеративной сфер, реализуемая в побеге, является первоисходной по отношению к растению как системе побегов. Анализ экспериментальных данных показал, что масса и число зерновок растений эгилопсов и пшеницы также связаны прямолинейной положительной зависимостью с величиной общей вегетативной массы их особей, включая и корни (рис. 3). Вид связи, ее устойчивость в широком экологическом диапазоне, воспроизводимость во времени — все эти аспекты являются аналогичными таковым для главных побегов. Средняя же величина коэффициентов удельной зерновой продуктивности растений независимо от их геномного состава находится в прямолинейной положительной зависимости от средней величины этого же показателя их главных побегов (рис. 4). Это объясняется тем, что растение есть система побегов, а каждый отдельный побег является той структурной единицей, в которой реализуется взаимосвязь его генеративной и вегетативной сфер и определяется их количественное соотношение. Как и следовало ожидать, численные значения коэффициентов удельной зерновой продуктивности растений несколько ниже, чем эти же показатели их главных побегов, поскольку часть боковых побегов, как правило, остается непродуктивной.

Прямолинейная положительная связь числа и массы зерновок с общей вегетативной массой особей установлена у всех исследованных видов эгилопсов и пшеницы. Уместно отметить, что прямолинейная положительная связь генеративных элементов и вегетативной массы структур установлена и у отдельных видов двудольных растений (Дьяков и др., 1976; Злобин, 1989). Это дает

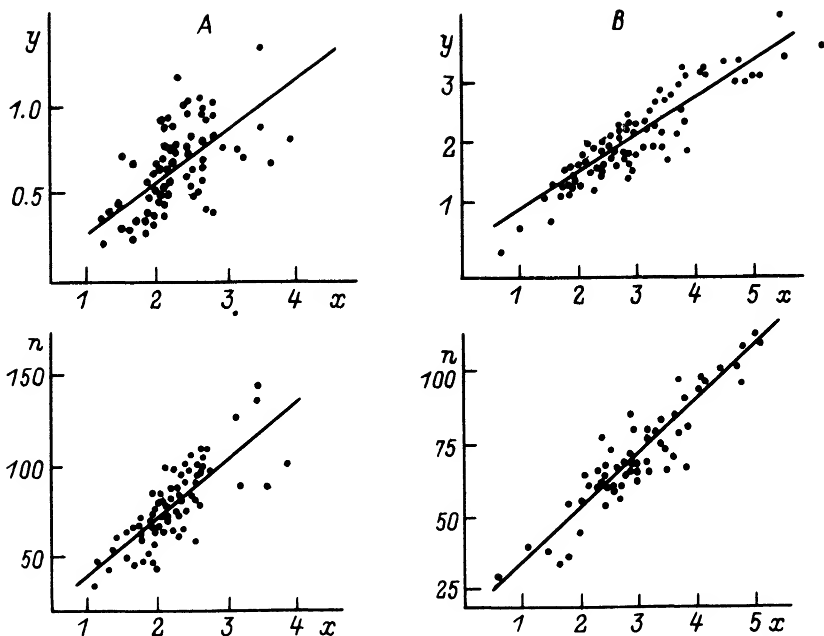


Рис. 3. Зависимость массы зерна (y, г) и числа зерновок (n) у индивидуальных растений *Triticum urartu* (*A*) и *T. aestivum* (*B*) от их общей вегетативной массы (x, г), включая корни.

основание предположить, что экстраполяция вида связи на другие растительные объекты может оказаться весьма широкой и что в основе такого характера связи лежит общая первоисходная причина как для однодольных, так и для двудольных растений.

Выводы

1. В растении как целостной системе существует подсистема регуляции между вегетативной и генеративной сферами. При изменении величины вегетативной массы подсистема реализует и поддерживает определенный уровень эквивалентного соотношения массы и числа генеративных элементов растения с его вегетативной базой. На структурных уровнях побега и целостного растения конечные результаты регуляции выражаются в прямолинейной положительной зависимости числа и массы зерновок пшеницы и эгилопсов соответственно от величины надземной вегетативной массы побега и общей вегетативной массы всего растения, включая корни.

2. Вид связи устойчив, не зависит от геномного состава и уровня плоидности, воспроизводим во времени в существенно различных условиях и, следовательно, отвечает статусу закономерности.

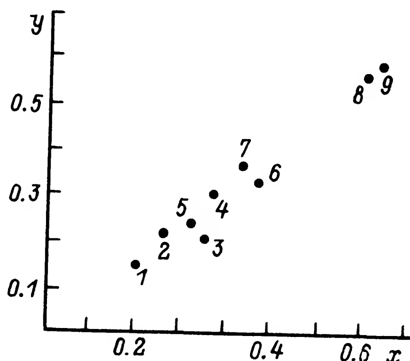


Рис. 4. Связь средних значений коэффициентов удельной зерновой продуктивности растений (y) со средними значениями этого же показателя их главных побегов (x) у *Aegilops speltoides* (*1*), *A. longissima* (*2*), *A. tauschii* (*3*), *Triticum urartu* (*4*), *T. boeoticum* (*5*), *T. timopheevii* (*6*), *T. kiharae* (*7*), *T. durum* (*8*), *T. aestivum* (*9*).

3. Структурной единицей, в которой реализуется взаимосвязь вегетативной и генеративной сфер, является побег. Средняя величина коэффициентов удельной зерновой продуктивности главных побегов эгилопсов и пшеницы находится в прямолинейной положительной зависимости от величины их надземной вегетативной массы независимо от геномного состава и плоидности растений.

4. Взаимосвязь между вегетативной и генеративной сферами, реализуемая в побеге, является первоисходной по отношению к растению как системе побегов. Поэтому средняя величина коэффициентов удельной индивидуальной зерновой продуктивности растений эгилопсов и пшеницы находится в прямолинейной положительной зависимости от средних величин коэффициентов этого же показателя их главных побегов.

Пространственно-временна́я взаимосвязь вегетативной и генеративной сфер растения является основополагающей в онтогенезе растения. Упорядоченный характер конечных результатов соотношения между ними позволяет предположить, что и сам механизм работы подсистемы регуляции должен быть упорядоченным. Следовательно, он в принципе может быть изучен и формализован. Без этого важнейшего блока целостная модель онтогенеза растения невозможна.

Из результатов исследования следует естественное требование к морфотипу растения агрохимически эффективного сорта: его особи должны быть способны создавать большую индивидуальную фитомассу, структурно представленную тяжеловесными побегами, имеющими более высокий коэффициент удельной зерновой продуктивности по сравнению со стандартом. Эти требования актуальны также и при синтезировании новых форм путем геномной инженерии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Физиология цветения. Т. 2. Факторы цветения. М.: Агропромиздат, 1985. 192 с. — *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М.: Колос, 1985. 351 с. — *Дьяков А. Б., Драгавцев В. А., Бехтер А. Г.* Конкурентоспособность растений в связи с селекцией. Новый принцип анализа дисперсии продуктивности // Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск: Наука, 1976. С. 237—251. — *Зайцев Г. Н.* Оптимум и норма в интродукции растений. М.: Наука, 1983. 268 с. — *Злобин Ю. А.* Репродукция у цветковых растений: уровень особей и уровень популяции // Биол. науки. 1989. № 1. С. 77—89. — *Козлечков Г. А., Данилов А. М., Тимофеенко Г. Ф., Щипилов В. М.* Методические указания по исследованию закономерностей формообразования основных элементов продуктивности культурных злаковых растений и их возможному использованию в теоретических и практических целях. Деп. в ВНИИТЭИСХ. Новочеркасск, 1984. № 307-84. 154 с. — *Кумаков В. А.* Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.: Агропромиздат, 1985. 270 с. — *Левина Р. Е.* Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука, 1981. 96 с. — *Ничипорович А. А.* Теория фотосинтетической продуктивности // Физиолого-генетические основы повышения продуктивности зерновых культур. М.: Колос, 1975. С. 5—14. — *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с. — *Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 358 с. — *Соколов И. Д.* Применение программируемых калькуляторов «Электроника МК-52» и «Электроника МК-61» для обработки результатов сельскохозяйственных экспериментов // С.-хоз. биол. 1987. № 9. С. 112—119. — *Шмидт-Ниельсен К.* Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир, 1987. 259 с. — *Holdsworth M.* The Concept of Minimum Leaf Number // J. Exp. Bot. 1956. Vol. 7. N 21. P. 395—409.

Донской зональный НИИСХ НПО «Дон»
Пос. Рассвет, Ростовская обл.

Получено 15 IV 1992

УДК 581.48 : 582.675.1

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

И. М. Васильева

МОРФОЛОГИЯ СЕМЯН И АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *AQUILEGIA* (*RANUNCULACEAE*)

I. M. VASSILJEVA. THE MORPHOLOGY OF SEEDS AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF SEED COAT IN SOME SPECIES OF THE GENUS *AQUILEGIA* (*RANUNCULACEAE*)

Изучены морфология семян и анатомическое строение семенной кожуры 23 видов рода *Aquilegia*, произрастающих в пределах бывшего СССР. Данные исследования явились подтверждением правильности отнесения этих видов к 5 секциям и 6 подсекциям.

Морфология семян, а также анатомическое строение семенной кожуры представителей рода *Aquilegia* L. (*Ranunculaceae*) до настоящего времени изучены недостаточно. Общие сведения можно найти в работах конца прошлого—начала нашего веков (Godfrin, 1880; Lonay, 1901, 1907; Netolitzky, 1926). Более подробные сведения о строении семенной кожуры одного вида — *A. vulgaris* приведены в работах современных авторов (Иванова, 1966; Corner, 1976; Roth, 1977; Boeswinkel, Bauman, 1984). В 1989 г. появилась работа Н. В. Фризена, посвященная исследованию поверхности семенной кожуры 9 сибирских видов рода, 3 из которых на основании особого ее строения выделены автором в секцию *Viridiflorae* Friesen. Так как до сих пор система рода не разработана, назрела необходимость привлечь для ее создания наряду с морфологическим анализом признаки анатомического строения семян, исходя из того, что, согласно литературным данным (Трифонова, 1981, 1988), они имеют большое значение в систематике сем. *Ranunculaceae* и часто с успехом используются при решении спорных вопросов таксономии и филогении (Меликян, 1961, 1972).

Нами были изучены семена 23 из 29 видов рода *Aquilegia*, встречающихся на территории бывшего СССР. Материал был собран во время экспедиционных поездок 1988—1990 гг., а также получен из других ботанических учреждений (см. таблицу). В некоторых случаях использовались гербарные образцы, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Исследования поверхности семенной кожуры были проведены с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35. Съемка производилась при увеличении 40 и 480. Анатомические срезы были выполнены на замораживающем микротоме. При этом семена предварительно замачивались в смеси, состоящей из равных частей 96-градусного спирта, глицерина и воды. Изучение анатомического строения семенной кожуры проводилось с помощью светового микроскопа. Анатомические рисунки были выполнены при увеличении 7 × 40, схемы — 1 × × 8 с помощью рисовального аппарата РА-4.

Род *Aquilegia* L.

Семена мелкие, 1.7—2.8 мм дл., 0.7—1.4 мм шир., округло-продолговатые, иногда слабо изогнутые, с выпуклой спинной стороной, вершина округлая. Как правило, на брюшной стороне имеется 1 центральное ребро, реже — 2 или более боковых ребер. Семенной рубчик находится на нижнем, более узком и несколько оттянутом конце. Форма его от широко-округло-треугольной до узколинейной. Поверхность семян блестящая или матовая, гладкая или слабо волнистая, реже с эпидермальными выростами в виде отдельных бугорков. Окраска их от светло-коричневой, почти желтой, до темно-коричневой и черной. В поперечном сечении семя более или менее округлое, с небольшими ребрами. Семенная кожура средней толщины, 36—92 мкм. Клетки

Исследованные образцы семян видов рода *Aquilegia* L.

Виды	Происхождение материала
A. atropurpurea Willd.	Вост. Забайкалье, р. Аргунь, 1964, Л. Бардунов, Г. Пешкова (LE).
A. atrovinosa M. Pop. ex Gamajun.	Киргиз. ССР, Иссык-Кульская обл., ущ. р. Чон-Кызылсу, 1990, Е. Пунина (LE).
A. colchica Kem.-Nath.	Груз. ССР, ущ. р. Квирила, между Чиатура и Сачхере, 1990, И. Васильева (LE).
A. darwasi Korsh.	Рошан, Таш-Курган, р. Бартанг, 1897, Коржинский (LE).
A. flabellata Siebold et Zucc.	Сахалин, 1965.*
A. gegica Jabr.-Kolak.	Абхазская АССР, ущ. р. Геги, водопад, 1990, И. Васильева (LE).
A. glandulosa Fisch. ex Link.	Горно-Алтайская АО, Каракольские озера, хр. Иолго, 1989, Н. Шевырева, Т. Коновалова.*
A. karatavica Mikesch.	Казах. ССР, Сырдарьинский Каратау, Терсаккан, 1974, № 1492, Р. Камелин (LE).
A. karelinii (Baker) O. et B. Fedtsch.	Мургаб, Памирская биостанция.*
A. lactiflora Kar. et Kir.	Казахстан, Семипалатинская обл., Зайсанский у., ущ. р. Басы-Терекrы, хр. Саур, 1908, А. Седельников (LE).
A. leptoceras Fisch. et Mey.	1844, № 3845.**
A. nigricans Baumg.	УССР, Черновцы, Ботанический сад ЧГУ.
A. ochotensis Worosch.	Хабаровский кр., Охотский р-н, р. Асиберган, 1980, Н. В. Назаревский (МНА).
A. olympica Boiss.	БССР, Минск, Ботанический сад БГУ.
A. oxysepala Trautv. et Mey.	Харбин, Гиринская пров., ст. Сяолин, 1930, № 4795, А. Воейков.**
A. parviflora Ledeb.	Забайкальская обл., Нерчинский окр., 1908, И. Новопокровский (LE).
A. sibirica Lam.	Красноярский кр., Зап. Саян, Куртушибинский хр., верх. р. Ус, 1989, И. Васильева (LE).
A. tianschanica Butk.	Уз. ССР, Зап. Тянь-Шань, Чаткальский хр., ст. Чимган, 1990, И. Васильева (LE).
A. transsilvanica Schur	УССР, Львов (LE).
A. tuvinica I. M. Vassil.	Тувинская АССР, Эрзинский р-н, с. Нарын, 1972, И. Красноборов, Н. Безъязыков (LE).
A. vicaria Nevski	Тадж. ССР, Гиссарский хр., басс. р. Варзоб, ущ. Бегар, 1988, Кинзикаева, Вайнберг.*
A. viridiflora Pall.	Бурятия, Кяхтинский р-н, р. Чикой, с. Усть-Дунгуй, 1987, Н. Фризен (NS).
A. vulgaris L.	Ленинградская обл., Гатчинский р-н, окр. Елизаветино, 1989, И. Васильева (LE).

Примечание. * Образцы семян получены из семенной лаборатории БИН. ** Образцы семян получены из Ботанического музея БИН.

экзотесты более или менее вытянутые в радиальном направлении или почти округлые, изодиаметрические. Наружные и боковые стенки их утолщены и окрашены от ярко-зеленого до почти желтого цвета. Степень утолщения боковых стенок различна. Полость этих клеток разнообразной формы — от вытянутой бутылковидной до треугольной или почти прямоугольной. Они заполнены темно-красными, почти коричневыми или оранжево-желтыми, часто зернистыми флобафенами. Мезотеста состоит из 2—5 слоев довольно плотных, вытянутых в тангенциальном направлении клеток с желтым содержимым. Эндотеста из сильно сжатых клеток без межклетников. Тегмен представлен 2 .сильно облитерированными слоями. Клетки эндотегмена со слегка утолщенными наружными стенками.

Секции и подсекции характеризуются семенами, хорошо различающимися размерами, формой, окраской, рельефом поверхности, а также анатомическим строением семенной кожуры (толщиной, размерами и формой клеток экзотесты, формой их полости, характером и степенью утолщения стенок и их окраской).

Секция *Aquilegia*

Семена черные, блестящие, самые крупные в роде, 1.9—2.8 мм дл., 0.9—1.4 мм шир., с 1 центральным ребром с небольшой полостью и часто с 2 слабо выраженными боковыми ребрами. Семенной рубчик крупный, удлиненно-округло-треугольной или округло-треугольной формы. Поверхность семенной кожуры гладкая или слабо волнистая, с удлиненными в тангенциальном направлении клетками часто неправильной формы. Семенная кожура сравнительно толстая или средней толщины, (44) 64—92 мкм, покрыта толстым слоем кутикулы, 2—6(7) мкм. Клетки экзотесты вытянуты в радиальном направлении, иногда почти изодиаметрические. Боковые стенки утолщены и окрашены в зеленый цвет. Полости этих клеток вытянутой бутылковидно-треугольной, реже короткотреугольной формы, заполнены темно-красными зернистыми флобафенами. Мезотеста состоит из 3—5 слоев плотных, вытянутых в тангенциальном направлении клеток с желтым содержимым. Эндотеста из узких, сильно сжатых клеток. Тегмен 2-слойный, клетки эндотегмена часто с утолщенными наружными стенками.

Подсекция *Aquilegia*

Семена сравнительно крупные, 2.0—2.8 мм дл., 1.1—1.4 мм шир., с 1 центральным ребром (рис. 1, *1*). Рубчик крупный, удлиненно-округло-треугольной, реже округло-треугольной формы. Семенная кожура довольно толстая, многослойная, 80—92 мкм, покрыта сверху тонкой кутикулой, 2—6 мкм. Экзотеста состоит из крупных, сильно удлиненных в радиальном направлении клеток 44—64 мкм дл. и 10—14 мкм шир. Боковые стенки утолщены почти полностью или на 3/4 высоты в верхней части, светло-желтого или ярко-зеленого цвета. Полость этих клеток вытянутой, бутылковидной формы, заполнена темно-красными зернистыми флобафенами.

1. *A. atrovinosa* (рис. 2, *6*; 3, *8*)

Семена наиболее крупные в подсекции, 2.7—2.8 мм дл., 1.3—1.4 мм шир. Рубчик крупный, удлиненно-округло-треугольный. Поверхность семенной кожуры гладкая, с клетками неправильной многогранной формы. Семенная кожура довольно толстая, многослойная, 84—88 мкм. Экзотеста состоит из крупных, довольно вытянутых клеток 48—52 мкм дл., 10—14 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 2/3 высоты в верхней части, желто-зеленого цвета.

2. *A. karelinii* (рис. 2, *7*; 3, *9*)

Семена несколько мельче, чем у предыдущего вида, 2.5—2.6 мм дл., 1.1—1.2 мм шир. Рубчик крупный, узкотреугольный. Поверхность семенной кожуры гладкая, с вытянутыми и суженными на концах клетками. Семенная кожура немного тоньше, чем у предыдущего вида, 80—84 мкм. Клетки экзотесты более короткие, 44—48 мкм дл., 10—14 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 2/3 высоты в верхней части, ярко-зеленого цвета.

3. *A. nigricans* (рис. 2, *3*; 3, *3*)

Семена немного мельче, 2.4—2.5 мм дл., 1.2—1.3 мм шир. Рубчик крупный, продолговато-треугольный. Поверхность семенной кожуры слабо волнистая, клетки ее неправильно-булавовидные, с волнистыми краями. Семенная кожура

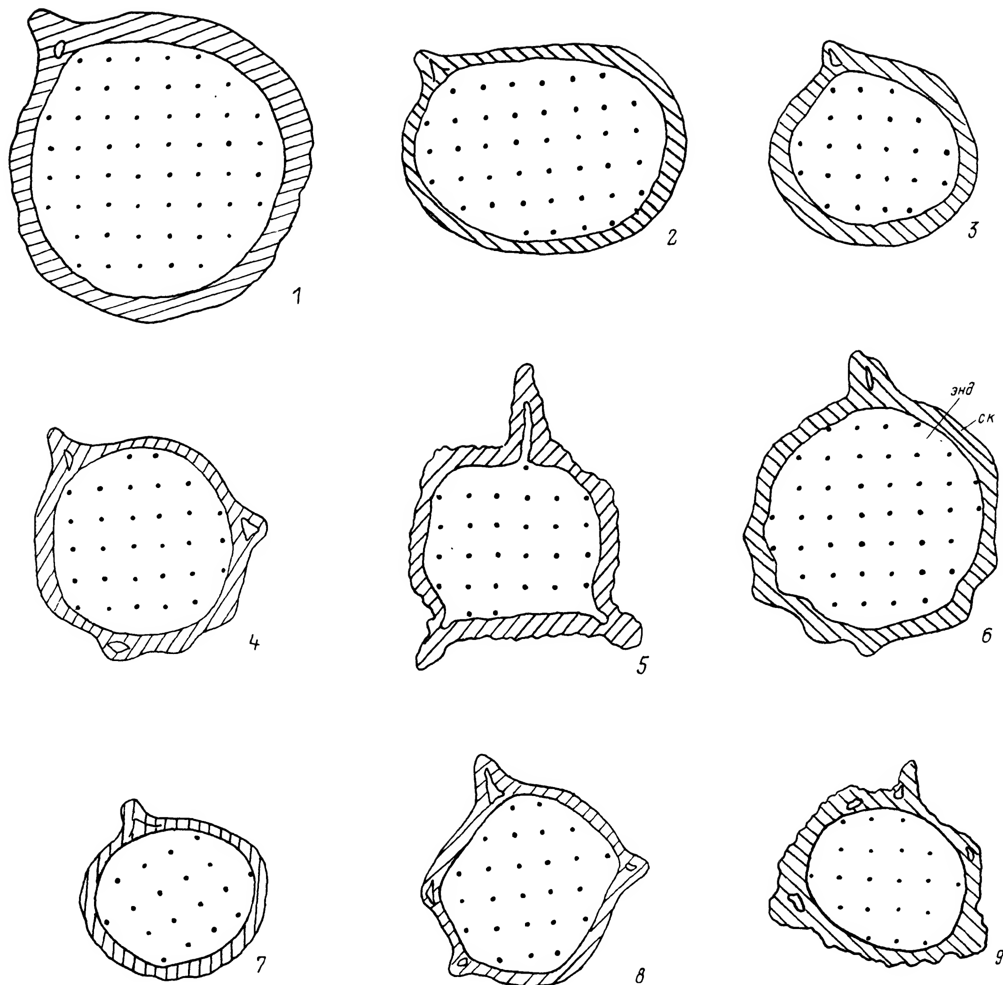


Рис. 1. Строение семени видов рода *Aquilegia* на поперечном срезе.

Секция *Aquilegia*, подсекция *Aquilegia*: *1* — *A. vulgaris*; подсекция *Leptocerates*: *2* — *A. leptoceras*; подсекция *Flabellatae*: *3* — *A. ochotensis*; подсекция *Colchicae*: *4* — *A. colchica*. Секция *Glandulosae*: *5* — *A. glandulosa*. Секция *Parviflorae*: *6* — *A. parviflora*. Секция *Orthocerates*, подсекция *Darwasianae*: *7* — *A. darwasi*; подсекция *Lactiflorae*: *8* — *A. lactiflora*. Секция *Viridiflorae*: *9* — *A. viridiflora*. *ск* — семенная кожура, *энд* — эндосперм. Масштаб: в 1 см 0.28 мм.

довольно толстая, многослойная, 88—92 мкм, покрыта сверху очень тонкой кутикулой, 2—4 мкм. Экзотеста из очень крупных клеток, 50—54 мкм дл., 20—24 мкм шир. Боковые стенки почти полностью утолщены, ярко-зеленого цвета.

4. *A. olympica* (рис. 2, *5*; 3, *7*)

Семена несколько мельче, чем у предыдущего вида, 2.2—2.3 мм дл., 1.3—1.4 мм шир. Рубчик крупный, округло-треугольный. Поверхность семенной кожуры отчетливо морщинисто-волнистая, с короткими клетками неправильной формы. Семенная кожура 86—90 мкм толщ. Экзотеста из крупных, очень узких, радиально вытянутых клеток, 50—54 мкм дл., 10—14 мкм шир. Боковые стенки почти

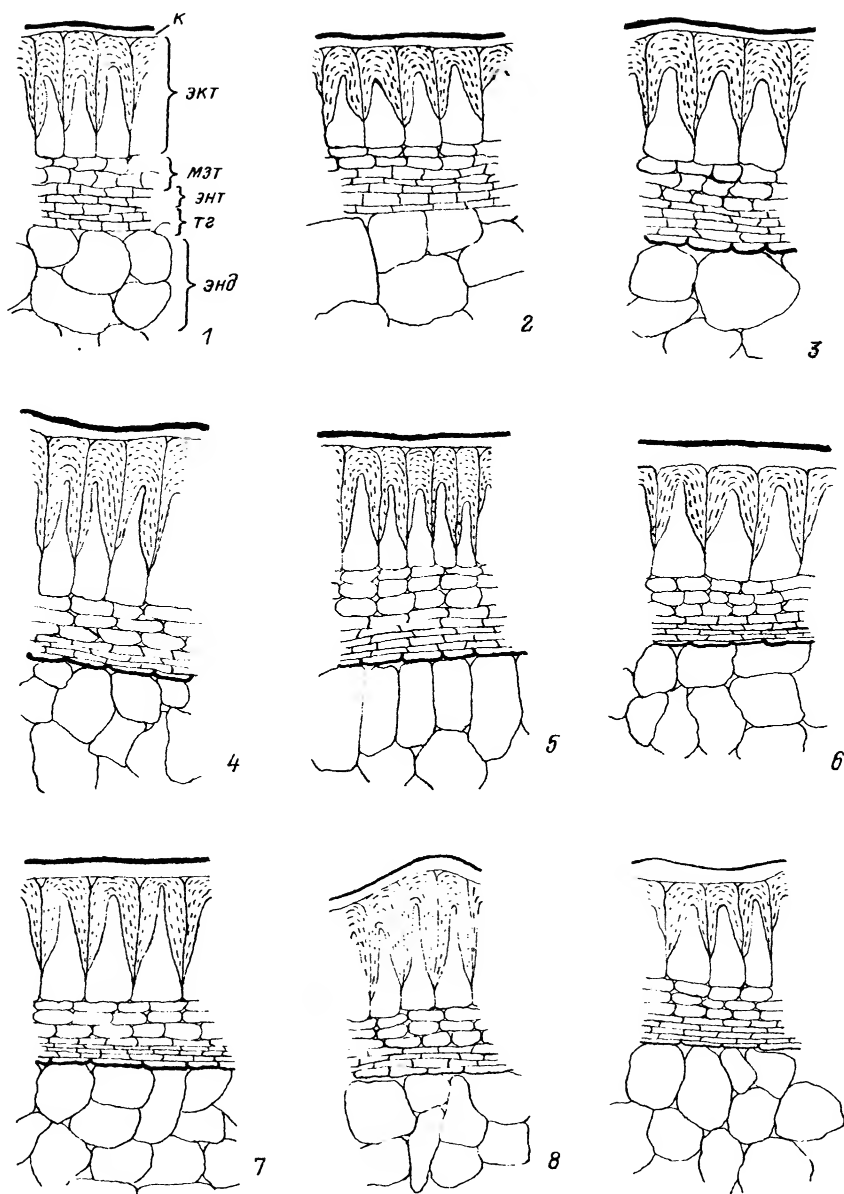


Рис. 2. Строение семенной кожуры видов рода *Aquilegia*.

1 — *A. vulgaris*; *2* — *A. sibirica*; *3* — *A. nigricans*; *4* — *A. oxysepala*; *5* — *A. olympica*; *6* — *A. atrovinosa*; *7* — *A. karelinii*; *8* — *A. leptoceras*; *9* — *A. parviflora*; *10* — *A. transsilvanica*; *11* — *A. glandulosa*; *12* — *A. ochotensis*; *13* — *A. flabellata*; *14* — *A. atropurpurea*; *15* — *A. tuvinica*; *16* — *A. viridiflora*; *17* — *A. colchica*; *18* — *A. gegica*; *19* — *A. lactiflora*; *20* — *A. tianschanica*; *21* — *A. karatavica*; *22* — *A. vicaria*; *23* — *A. darwasi*. *к* — кутикула, *мзт* — мезотеста, *тг* — тегмен, *экт* — экзотеста, *энд* — эндосперм, *энт* — эндотеста. Масштабная линейка — 0.05 мм.

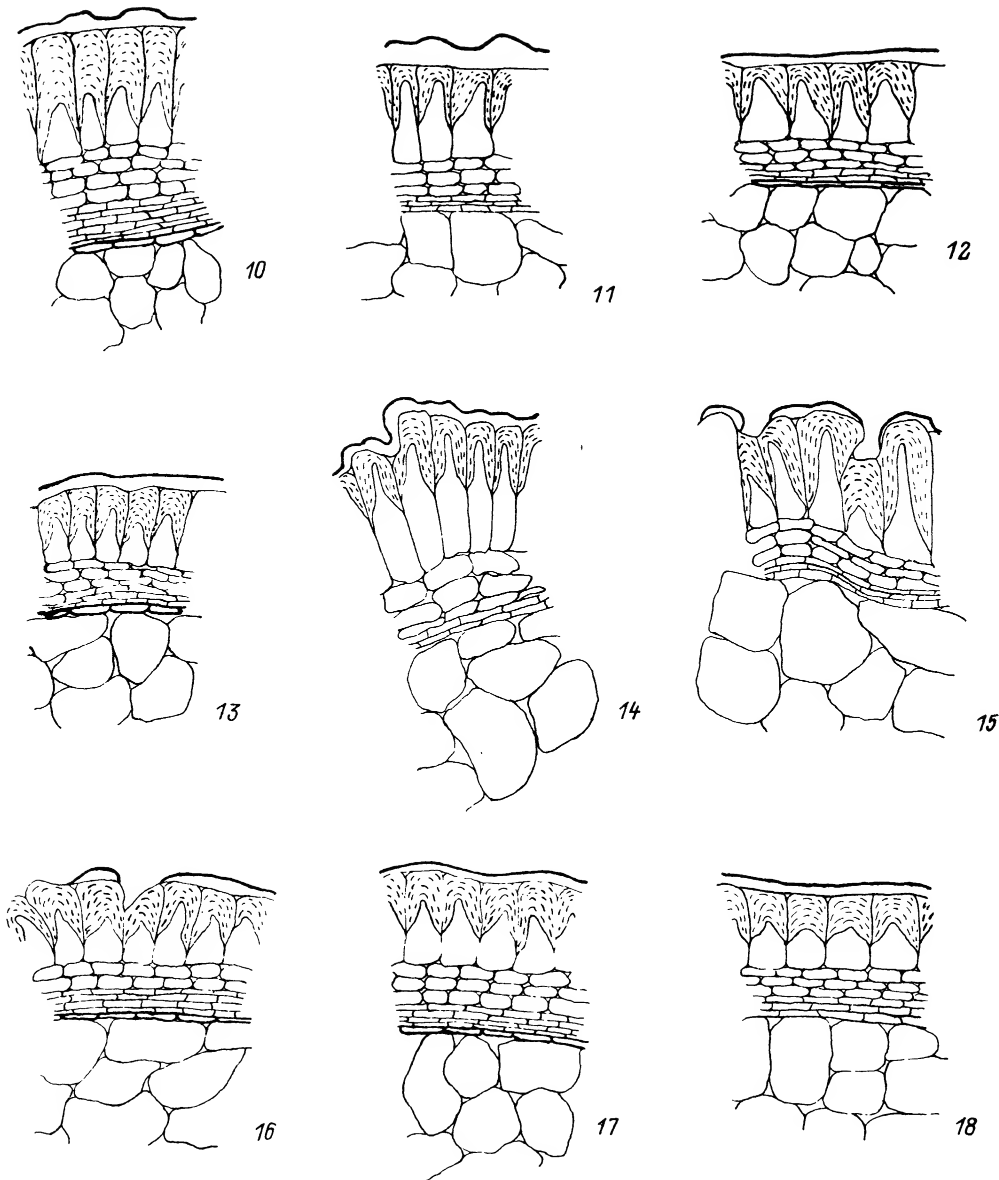


Рис. 2 (*продолжение*).

до основания утолщены, темно-зеленого цвета. Полость этих клеток узкотреугольной формы, заполнена желто-оранжевым незернистым содержимым.

5. *A. oxysepala* (рис. 2, *4*; 3, *4*)

Семена наиболее мелкие в подсекции, 2.0—2.1 мм дл., 1.2—1.3 мм шир. Рубчик средней величины, широко-округло-треугольный. Поверхность семенной кожуры отчетливо волнистая, с короткими клетками, расширенными на кон-

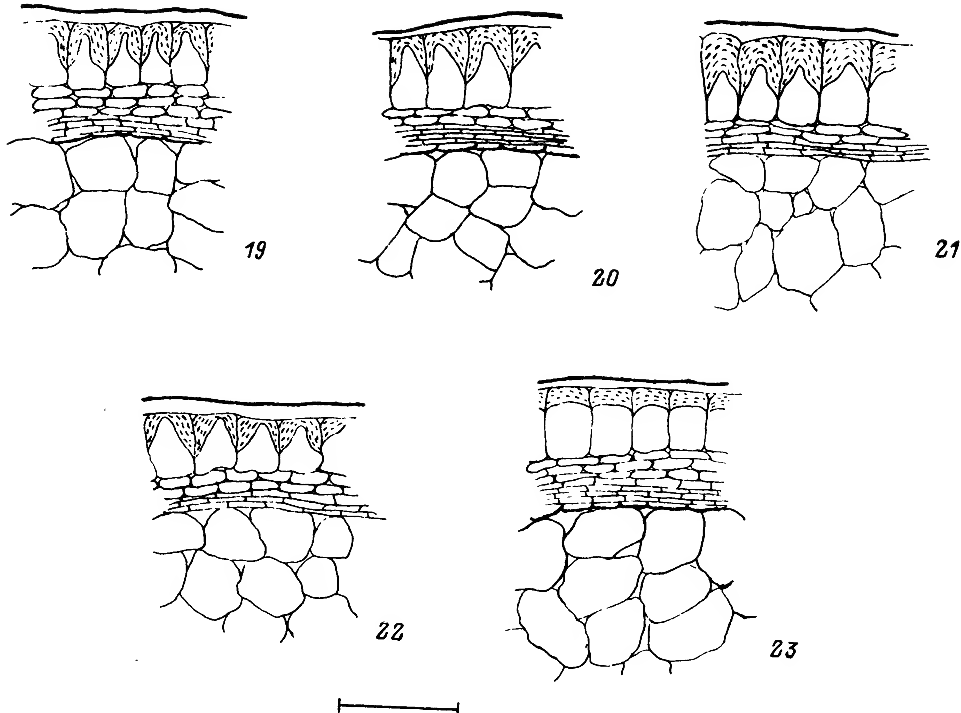


Рис. 2 (*продолжение*).

цах, с ровными краями. Семенная кожура наиболее толстая, 88—92 мкм, покрыта более толстой, чем у предыдущих видов, кутикулой, 4—6 мкм. Экзотеста из очень крупных, сильно вытянутых клеток, 60—64 мкм дл., 10—14 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 3/4 высоты в верхней части. Полость их вытянутой бутылковидной формы, с темно-красным зернистым содержимым.

6. *A. vulgaris* (рис. 1, *1*; 2, *1*; 3, *1*; см. таблицу-вклейку, *1, 2*)

Семена наиболее крупные в подсекции, 2.7—2.8 мм дл., 1.3—1.4 мм шир. Рубчик крупный, удлиненно-округло-треугольный. Поверхность семенной кожуры слабо волнистая, клетки ее расширены на концах, с волнистыми краями и ямкой по расширениям. Семенная кожура довольно толстая, 80—84 мкм, кутикула довольно тонкая, 2—4 мкм. Клетки экзотесты сильно удлиненные, 48—52 мкм дл., 10—14 мкм шир. Боковые стенки неравномерно утолщены на 3/4 высоты в верхней части, ярко-зеленого цвета. Полость их вытянуто-треугольной формы, с красно-коричневыми флобафенами.

Подсекция *Leptocerates* I. M. Vassil.

Се́мена средней величины, 1.9—2.4 мм дл., 0.9—1.0 мм шир., с 1 центральным ребром (рис. 1, *2*). Рубчик более мелкий, чем у видов подсекции *Aquilegia*, удлиненно-овальной или узко-округло-треугольной формы. Поверхность семенной

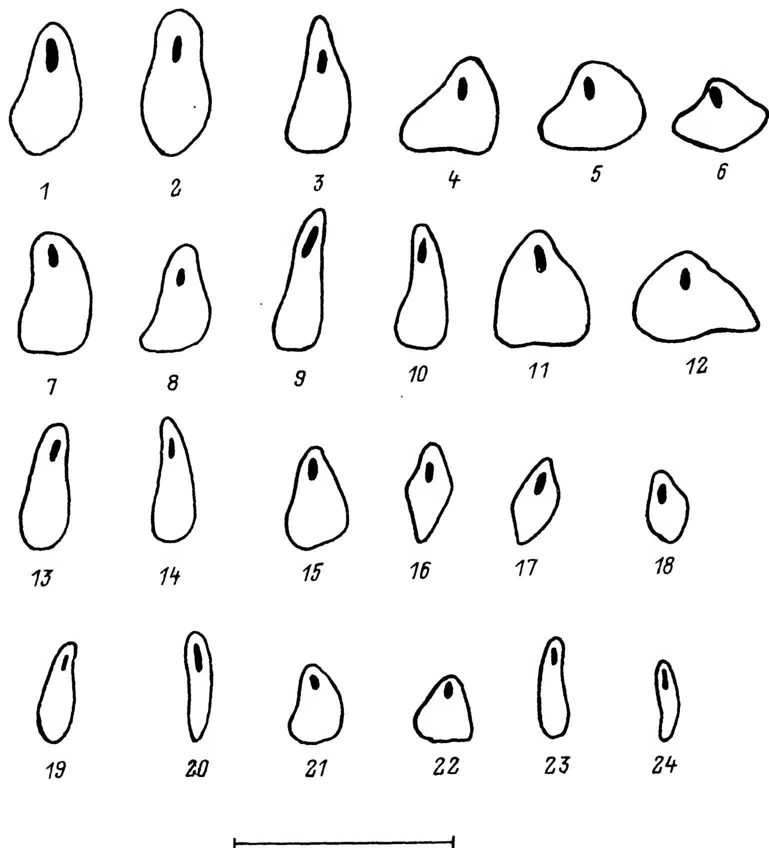


Рис. 3. Семенной рубчик видов рода *Aquilegia*.

1 — *A. vulgaris*; *2* — *A. sibirica*; *3* — *A. nigricans*; *4* — *A. oxysepala*; *5* — *A. gegica*; *6* — *A. colchica*; *7* — *A. olympica*; *8* — *A. atrovinosa*; *9* — *A. karelinii*; *10* — *A. transsilvanica*; *11* — *A. glandulosa*; *12* — *A. parviflora*; *13* — *A. flabellata*; *14* — *A. amurensis*; *15* — *A. leptoceras*; *16* — *A. atropurpurea*; *17* — *A. tuvinica*; *18* — *A. viridiflora*; *19* — *A. lactiflora*; *20* — *A. coelestis*; *21* — *A. tianschanica*; *22* — *A. vicaria*; *23* — *A. darwasi*; *24* — *A. karatavica*. Масштабная линейка — 0.5 мм.

кожуры слабо волнистая, клетки ее неправильно-булавовидной формы, с ямкой по расширениям. Семенная кожура довольно толстая, 64—76 мкм, покрыта сверху нетолстой кутикулой, 3—5 мкм. Клетки экзотесты радиально удлиненные, 36—60 мкм дл., 10—16 мкм шир. Боковые стенки утолщены почти до основания, светло-зеленого цвета. Полость этих клеток вытянутой треугольно-бутылковидной формы, заполнена оранжево-красными зернистыми флобафенами. Мезотеста из 2—4 слоев клеток.

7. *A. leptoceras* (рис. 1,*2*; 2,*8*; 3,*15*)

Семена некрупные, 1.9—2.0 мм дл., 0.9—1.0 мм шир., с 1 центральным ребром без полости. Рубчик некрупный, округло-треугольный. Семенная кожура довольно толстая, 70—76 мкм. Клетки экзотесты сильно вытянутые, 56—60 мкм дл., 10—14 мкм шир. Полость этих клеток очень вытянутой треугольно-бутылковидной формы.

8. *A. sibirica* (рис. 2, *2*; 3, *2*)

Семена крупнее, чем у предыдущего вида, 2.3—2.4 мм дл., 0.9—1.0 мм шир., с 1 центральным ребром с крупной воздушной полостью. Рубчик крупный, эллипсоидальный. Клетки поверхности семенной кожуры с волнистыми краями. Семенная кожура тоньше, чем у предыдущего вида. Клетки экзотесты менее вытянутые, 36—40 мкм дл., 12—16 мкм шир. Полость их треугольной формы.

Подсекция *Flabellatae* I. M. Vassil.

Семена среднего размера, 2.3—2.4 мм дл., 1.3—1.4 мм шир., с 1 сильно выраженным центральным ребром и 2 более слабо выраженными боковыми (рис. 1, *3*). Рубчик средней величины, узкотреугольно-округлый. Поверхность семенной кожуры слабо волнистая или гладкая. Семенная кожура нетолстая, 48—54 мкм. Экзотеста состоит из нескольких вытянутых в радиальном направлении клеток, 24—30 мкм дл., 10—12 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 3/4 высоты в верхней части, оливково-зеленого цвета. Полость этих клеток вытянуто-треугольной формы, заполнена красно-коричневыми флобафенами. Мезотеста из 2—3 слоев клеток.

9. *A. flabellata* (рис. 2, *13*; 3, *13*)

Поверхность семенной кожуры слабо волнистая, с сильно вытянутыми в радиальном направлении клетками. Семенная кожура 50—54 мкм. Клетки экзотесты несколько вытянутые в радиальном направлении, 26—30 мкм дл., 10—12 мкм шир. Полость клеток вытянуто-треугольной формы.

10. *A. ochotensis* (рис. 1, *3*; 2, *12*)

Поверхность семенной кожуры плоская, с более короткими, чем у *A. flabellata*, клетками. Семенная кожура несколько тоньше, 48—52 мкм. Клетки экзотесты еще менее вытянуты, 24—28 мкм дл., 16—20 мкм шир. Полость клеток треугольной формы.

Подсекция *Colchicae* I. M. Vassil.

Семена среднего размера, 1.9—2.3 мм дл., 1.0—1.3 мм шир., с 1 центральным ребром с небольшой полостью внутри и 2 слабо выраженными боковыми ребрами (рис. 1, *4*). Рубчик средней величины, широко-округло-треугольный. Поверхность семенной кожуры отчетливо волнистая, с клетками, расширенными на концах. Семенная кожура нетолстая, 44—62 мкм, с тонкой кутикулой, 2—5 мкм. Клетки экзотесты изодиаметрические или незначительно вытянутые в радиальном направлении. Боковые стенки утолщены на 1/2—1/3 высоты в верхней части, 28—40 мкм дл., 14—20 мкм шир., темно-зеленого цвета. Полость этих клеток короткотреугольной формы, заполнена красно-коричневыми незернистыми флобафенами. Мезотеста из 2—3 слоев клеток.

11. *A. colchica* (рис. 1, *4*; 2, *17*; 3, *6*)

Семена довольно крупные, 2.2—2.3 мм дл., 1.2—1.3 мм шир. Семенная кожура нетолстая, 58—62 мкм, с довольно тонкой кутикулой, 2—4 мкм. Клетки экзотесты 36—40 мкм дл., 14—18 мкм шир. Полость этих клеток короткотреугольной формы.

12. *A. gegica* (рис. 2, *18*; 3, *5*; см. таблицу-вклейку, *3, 4*)

Семена более мелкие, 1.9—2.0 мм дл., 1.0—1.1 мм шир. Рубчик крупнее, чем у *A. colchica.* Семенная кожура довольно тонкая, 44—48 мкм, с чуть более толстой кутикулой, 3—5 мкм. Клетки экзотесты почти изодиаметрические или незначительно вытянутые, 28—32 мкм дл., 12—20 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 1/2 высоты в верхней части. Полость этих клеток короткотреугольная или сглаженно-куполообразной формы.

Секция *Glandulosae* I. M. Vassil.

Семена черные, неблестящие, средней величины, 2.2—2.3 мм дл., 1.0—1.2 мм шир., с 1 центральным ребром с полостью внутри и часто с 2 боковыми ребрами (рис. 1, *5*). Рубчик крупный, широко- или узкотреугольный. Поверхность семенной кожуры из коротких неровнобугорчатых клеток. Семенная кожура довольно толстая, 56—92 мкм, с очень толстой кутикулой, 6—14 мкм, неодинаковой толщины. Клетки экзотесты вытянуты в радиальном направлении, одинаковой высоты, 38—52 мкм дл., 8—14 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 2/3 или почти до основания, оливково-зеленого цвета. Полость этих клеток вытянуто-треугольной формы, заполнена желто-коричневыми флобафенами. Мезотеста из 2—4 слоев клеток.

13. *A. glandulosa* (рис. 1, *5*; 2, *11*; 3, *11*)

Семена 2.2—2.3 мм дл., 1.0—1.1 мм шир., с 1 центральным и 2 боковыми ребрами с полостями внутри. Рубчик широко-округло-треугольный. Семенная кожура не очень толстая, 56—60 мкм, с очень толстой кутикулой, 6—14 мкм. Клетки экзотесты 32—36 мкм дл., 8—12 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 2/3 высоты в верхней части, оливково-зеленого цвета. Полость этих клеток вытянуто-треугольной формы. Мезотеста из 2—3 слоев клеток.

14. *A. transsilvanica* (рис. 2, *10*; 3, *10*)

Семена 2.2—2.3 мм дл., 1.1—1.2 мм шир., с 1 центральным ребром практически без полости. Рубчик узкотреугольный. Семенная кожура толстая, 88—92 мкм, с более тонкой, чем у предыдущего вида, кутикулой, 3—7 мкм, неодинаковой толщины. Клетки экзотесты 48—52 мкм дл., 10—14 мкм шир. Боковые стенки сильно утолщены почти до основания, желто-зеленого цвета. Полость этих клеток короткотреугольной формы. Мезотеста из 3—4 слоев клеток.

Секция *Parviflorae* I. M. Vassil.

Семена черные, блестящие, мелкие, 1.5—1.6 мм дл., 1.0—1.1 мм шир., с 1 центральным ребром с полостью внутри и несколькими боковыми (до 6) без полостей или с небольшими полостями в 2 из них. Рубчик крупный, широко-округло-треугольный (рис. 1). Поверхность семенной кожуры гладкая, с очень узкими, длинными, вытянутыми в тангенциальном направлении клетками. Семенная кожура средней толщины, 66—70 мкм, с толстой кутикулой, 7—9 мкм. Клетки экзотесты вытянуты в радиальном направлении, 38—42 мкм дл., 10—14 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 2/3 высоты в верхней части, темно-зеленого цвета. Полость этих клеток вытянуто-треугольной формы, заполнена красно-коричневыми флобафенами. Мезотеста из 3—4 слоев клеток.

15. *A. parviflora* (рис. 1, *6*; 2, *9*; 3, *12*)

Единственный представитель этой секции в нашей флоре.

Секция *Viridiflorae* Friesen

Семена черные, неблестящие, довольно мелкие или средние, 1.8—2.4 мм дл., 0.9—1.3 мм шир., с 1 центральным ребром и часто с 2 боковыми с небольшими полостями внутри (рис. 1, *9*). Рубчик небольшой, ромбовидный. Поверхность семенной кожуры неровнобугорчатая. Семенная кожура довольно толстая, 46—92 мкм, с неравномерно расположенной кутикулой, толщина которой в некоторых местах настолько незначительна, что не поддается измерению. Клетки экзотесты вытянуты в радиальном направлении, разной высоты, 28—64 мкм дл., 10—20 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 1/2 или почти до основания, ярко-зеленого цвета. Полость этих клеток вытянуто-бутылковидной формы или треугольной формы, заполнена желто-оранжевыми незернистыми флобафенами. Мезотеста из 2—3 слоев клеток.

16. *A. atropurpurea* (рис. 2, *14*; 3, *16*; см. таблицу-вклейку, *8—10*)

Семена некрупные, 1.8—1.9 мм дл., 0.9—1.0 мм шир., с 1 центральным ребром и 2 боковыми с небольшими полостями внутри. Рубчик несколько более крупный, чем у остальных видов в секции. Поверхность семенной кожуры неровнобугорчатая, с короткими клетками неправильной формы, образующими бугорки 1-го порядка, которые, объединяясь в группы по 2—4, образуют бугорки 2-го порядка. На вершинах бугорков 1-го порядка имеется сложно устроенная система отверстий, по-видимому, осуществляющая связь зародыша с внешней средой. Семенная кожура довольно толстая, 80—92 мкм. Экзотеста состоит из сильно вытянутых клеток разной высоты, 52—64 мкм дл., 10—14 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 1/2 высоты в верхней части. Полость этих клеток вытянуто-бутылковидной формы, заполнена желто-коричневыми флобафенами.

17. *A. tuvinica* (рис. 2, *15*; 3, *17*; см. таблицу-вклейку, *7*)

Семена средней величины, 2.3—2.4 мм дл., 1.2—1.3 мм шир., с 1 центральным ребром без полости. Клетки поверхности семенной кожуры короткие, неправильной формы, с несколькими бугорками. Семенная кожура менее толстая, чем у *A. atropurpurea*, 46—66 мкм. Клетки экзотесты разной высоты, 36—60 мкм дл., 10—20 мкм шир. Боковые стенки почти до основания утолщены. Полость этих клеток коротко- и длиннотреугольной формы, заполнена желто-оранжевыми флобафенами.

18. *A. viridiflora* (рис. 1, *9*; 2, *16*; 3, *18*)

Семена мельче, чем у предыдущего вида, 1.9—2.0 мм дл., 0.9—1.0 мм шир., с 1 центральным ребром и 2 боковыми с небольшими полостями или без них. Рубчик самый маленький в секции. Клетки поверхности семенной кожуры с волнистыми краями и несколькими бугорками. Семенная кожура тоньше, чем у предыдущего вида. Клетки экзотесты слегка удлиненные, 28—36 мкм дл., 10—16 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 1/2—2/3 высоты в верхней части. Полость этих клеток заполнена красно-коричневыми флобафенами.

Секция *Orthocerates* I. M. Vassil.

Семена коричневые или черные, некрупные, 1.7—2.5 мм дл., 0.7—1.0 мм шир., с 1 небольшим центральным ребром с незначительной полостью внутри, иногда с небольшими боковыми ребрами. Рубчик маленький, узколинейный или широко-округло-треугольный. Поверхность семенной кожуры гладкая, с довольно короткими клетками неправильной формы, с приподнимающимися краями и с несколько вогнутой поверхностью. Семенная кожура тонкая, 36—54 мкм, с довольно тонкой либо более или менее толстой кутикулой, 2—9 мкм. Клетки экзотесты почти изодиаметрические или незначительно вытянутые в радиальном направлении. Боковые стенки утолщены на 1/2—3/4 высоты в верхней части, желто-зеленого цвета. Полость этих клеток широкотреугольной или прямоугольной формы, со сглаженной куполообразной вершиной, заполнена коричневыми или красно-коричневыми зернистыми флобафенами. Мезотеста из 2—3 слоев клеток.

Подсекция *Lactiflorae* I. M. Vassil.

Семена темно-коричневые или черные, некрупные, 2.0—2.5 мм дл., 0.8—1.0 мм шир., блестящие, с 1 незначительно выступающим центральным ребром с небольшой полостью и иногда с 3—4 очень слабо выступающими боковыми ребрами без полостей (рис. 1, *8*). Рубчик узкий или широкотреугольный. Клетки на поверхности семенной кожуры слегка удлиненные, с приподнимающимися краями. Семенная кожура 36—50 мкм, с кутикулой до 9 мкм. Боковые стенки клеток экзотесты утолщены на 1/2—1/3 высоты в верхней части, желто- или ярко-зеленые. Полость этих клеток широкотреугольной формы, со сглаженной куполообразной верхушкой, заполнена красно-коричневыми зернистыми флобафенами.

19. *A. karatavica* (рис. 2, *21*; 3, *24*)

Семена темно-коричневые, изогнутые, некрупные, 2.1—2.2 мм дл., 0.9—1.0 мм шир., с 1 центральным небольшим ребром. Рубчик очень мелкий, узкий. Поверхность семенной кожуры с длинными, вытянутыми в тангенциальном направлении клетками с закругленными концами и несколько приподнимающимися краями. Семенная кожура тонкая, 46—50 мкм, с нетолстой кутикулой, 3—5 мкм. Клетки экзотесты 32—34 мкм дл., 14—20 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 1/2—1/3 высоты в верхней части, ярко-зеленого цвета. Полость этих клеток широкотреугольной формы.

20. *A. lactiflora* (рис. 1, *8*; 2, *19*; 3, *19*; см. таблицу-вклейку, *5*)

Семена черные, средних размеров, 2.4—2.5 мм дл., 0.9—1.0 мм шир., с 1 центральным и 3—4 боковыми ребрами без полостей. Рубчик удлиненно-треугольный. Поверхность семенной кожуры гладкая, со струйчато-четковидными, короткими клетками, суженными на концах, с несколько более приподнятыми краями. Семенная кожура 46—50 мкм, с довольно мощной кутикулой, 5—7 мкм. Клетки экзотесты 24—28 мкм дл., 12—14 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 1/3 высоты в верхней части. Полость этих клеток короткобутылковидной формы.

21. *A. tianschanica* (рис. 2, *20*; 3, *21*)

Семена темно-коричневые, мелкие, изогнутой формы, 2—2.1 мм дл., 0.8—0.9 мм шир., с 1 центральным ребром. Рубчик треугольно-округлый. Клетки по-

верхности семенной кожуры коротко-округло-удлиненные, с закругленными концами и несколько приподнятыми краями. Семенная кожура 48—50 мкм, с тонкой кутикулой, 2—4 мкм. Клетки экзотесты 28—32 мкм выс., 12—16 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 1/2. Полость этих клеток широкотреугольной формы, со сглаженной куполообразной верхушкой.

22. *A. vicaria* (рис. 2, *22*; 3, *22*)

Семена черные, некрупные, 2.0—2.1 мм дл., 0.8—0.9 мм шир., с 1 небольшим центральным ребром с полостью. Рубчик широко-округло-треугольный. Клетки поверхности семенной кожуры довольно короткие, неправильно-прямоугольной формы. Семенная кожура очень тонкая, 36—40 мкм, с толстой кутикулой, 7—9 мкм. Клетки экзотесты почти изодиаметрические, 20—24 мкм дл., 12—16 мкм шир. Боковые стенки утолщены на 1/2. Полость этих клеток широкотреугольной формы, со сглаженной куполообразной верхушкой.

Подсекция *Darwasianae* I. M. Vassil.

Семена светло-коричневые, более мелкие, чем в подсекции *Lactiflorae*, 1.7—1.8 мм дл., 0.7—0.8 мм шир., с 1 небольшим центральным ребром без полости. Рубчик мелкий, узколинейный. Клетки поверхности семенной кожуры короткие, неправильной формы, с вогнутой поверхностью. Семенная кожура тонкая, 50—54 мкм, с довольно тонкой кутикулой, 3—5 мкм. Клетки экзотесты почти изодиаметрические, 22—28 мкм дл., 14—20 мкм шир. Боковые стенки их утолщены на 3/4 высоты в верхней части, желто-зеленого цвета. Полость этих клеток прямоугольной формы, с несколько скругленной куполообразной верхушкой, заполнена коричневыми зернистыми флобафенами.

23. *A. darwasi* (рис. 1, *7*; 2, *23*; 3, *23*; см. таблицу-вклейку, *11*, *12*)

Единственный представитель этой секции в нашей флоре.

Результаты проведенных нами исследований явились подтверждением правильности отнесения изученных видов *Aquilegia* к 5 секциям и 6 подсекциям и позволили сделать следующие выводы.

1. Наиболее примитивной по строению семенной кожуры является мезофитная секция *Aquilegia*, а в пределах этой секции — соответственно подсекция *Aquilegia*. Она характеризуется наиболее крупными семенами и наибольшим семенным рубчиком. Семенная кожура у видов этой секции толстая, многослойная, с крупными, вытянутыми в радиальном направлении клетками экзотесты. Полость этих клеток удлиненно-треугольной или удлиненно-бутылковидной формы, наружные и боковые стенки сильно утолщены. В пределах этой секции наиболее специализированными являются виды подсекции *Colchicae*.

2. Наиболее эволюционно продвинутой и специализированной является ксерофитная секция *Orthocerates*. Семена видов этой секции мелкие, с узким маленьким рубчиком. Семенная кожура наиболее тонкая, с наименьшим количеством слоев, с довольно мелкими, почти изодиаметрическими клетками экзотесты. Полость их короткотреугольной формы, со сглаженной верхушкой и менее утолщенными наружной и боковыми стенками.

Особое положение в этой секции занимает подсекция *Darwasianae*, клетки экзотесты у представителей которой почти изодиаметрические, с полостью прямоугольной формы и с наименее утолщенными стенками.

3. По строению поверхности семенной кожуры (неравнобугорчатой) обособленное положение занимает секция *Viridiflorae*, представляющая собой, по-

видимому, особую самостоятельную ветвь развития рода *Aquilegia*. При этом наиболее специализированной является семенная кожура у *A. atropurpurea*, что хорошо отличает этот вид от близкородственного *A. viridiflora* и является еще одним доказательством его видовой самостоятельности.

4. Особое положение занимает также секция *Parviflorae* с единственным представителем в нашей флоре *A. parviflora*. Его семена отличаются наименьшими размерами в роде, а также имеют большое количество ребер (до 6).

Таким образом, сравнительное изучение видов рода *Aquilegia* позволило выявить новые диагностические признаки, с помощью которых можно уточнить и определить границы надвидовых таксонов, а также решить некоторые спорные вопросы при разграничении близкородственных видов.

В заключение выражаю искреннюю благодарность А. П. Меликяну, В. И. Трифоновой и Т. И. Кравцовой за помощь, оказанную в этой работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванова И. А. О внутреннем строении семян лютиковых // Бюл. ГБС АН СССР. 1966. Вып. 6.1. С. 72—79. — *Меликян А. П.* О значении анатомического строения спермодермы для систематики и филогении цветковых растений // I Моск. совещ. по филогении растений. М., 1961. С. 44—45. — *Меликян А. П.* О признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов цветковых растений // ДАН АрмССР. 1972. Т. 55. С. 239—243. — *Трифонова В. И.* Анатомические признаки генеративных органов и их использование в систематике и филогении сем. *Ranunculaceae* // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наукова думка, 1981. С. 38—45. — *Трифонова В. И.* Сем. *Ranunculaceae* // Сравнительная анатомия семян. М.; Л.: Наука, 1988. Т. 2. С. 176—181. — *Фризен Н. В.* Ультраскульптура поверхности семян и систематика сибирских представителей рода *Aquilegia (Ranunculaceae)* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 6. С. 76—79. — *Boeswinkel F. D., Bauman F.* The seed structure // Embryology of Angiosperms. Berlin, 1984. P. 567—610. — *Corner E. J. H. Aquilegia* L. // The seeds of Dicotyledons. London; N. Y., 1976. Vol. 1. P. 225. — *Godfrin J.* Etude historique sur les téguments seminaux des Angiospermes. Nancy, 1880. 112 p. — *Lonay H.* Contribution au anatomie des Renonculacéas // Arch. Soc. Roy. Sci. Liege. 1901. T. 3. P. 1—190. — *Lonay H.* Structure anatomique de pericarpe et du spermoderme chez de Renonculacées // Arch. Soc. Roy. Sci. Liege. 1907. T. 4. P. 1—167. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen. Samen. // Handb. der Pflanzenanat. Berlin, 1926. S. 1—128. — *Roth J.* Fruits of angiosperms. Berlin; Stuttgart, 1977. P. 152—174.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 14 XI 1991

УДК 581.47(582.949.1)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

А. Л. Буданцев

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ ПЛОДОВ ВИДОВ РОДА *NEPETA* (*LAMIACEAE*)

A. L. BUDANTSEV. ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF FRUIT SURFACE IN GENUS *NERETA* (*LAMIACEAE*)

Приведены результаты исследования поверхности эремов 89 видов рода *Nepeta* при помощи сканирующего электронного микроскопа. По характеру поверхности эремы могут быть 2 типов — гладкие и скульптурированные (бородавчатые, бугорчатые или шиповатые). Внутри этих типов описан ряд вариантов скульптуры. Особенности ультраструктуры поверхности эремов могут использоваться в систематике рода как на видовом, так и на более высоком уровнях. Приведены данные о географическом распространении видов с разными типами и вариантами скульптуры эремов. Показано, что виды с гладкими эремами встречаются, как правило, на востоке ареала рода (к востоку от Гиндукуша), а виды со скульптурированными эремами занимают преимущественно центральные и западные участки родового ареала.

Морфологические особенности плодов играют важную роль в систематике сем. *Lamiaceae* Lindl. — губоцветных. Основоположник современной систематики этого семейства G. Bentham (1848) использовал карпологические признаки в диагнозах некоторых его триб. В дальнейшем особенности строения плодов учитывались как при разработках систем семейства в целом (Briquet, 1895—1897; Wunderlich, 1967), так и в систематике отдельных его родов и видов (Билимович, 1935; Wojciechowska, 1961, 1966; Макарова, 1967; и др.). Однако, несмотря на большое количество работ, посвященных анатомии плодов губоцветных (см., например, сводку R. Wunderlich, 1967), особенности скульптуры клеток наружной эпидермы перикарпия (в том числе и у представителей трибы *Nepeteae* Benth.) изучены недостаточно.

В состав трибы *Nepeteae* входят свыше 10 родов и около 360 видов (Буданцев, 1992г). Ведущее по объему место в трибе занимает род *Nepeta* L., насчитывающий 212 видов, которые составляют 19 секций (Буданцев, 1993). Виды этого рода распространены в умеренных областях Евразии (от Макаронезии до Японии) с наибольшей их концентрацией в Средиземноморье, Юго-Западной, Средней, Центральной и Восточной Азии.

Морфологические особенности долей плодов (эремов) видов рода *Nepeta* использовались многими авторами при диагностике таксонов различного ранга в ряде региональных обработок (Пояркова, 1954; Hedge, Lamond, 1968, 1982; Rechinger, 1982; Hedge, 1990), а также в работах, посвященных систематике отдельных групп этого рода (Hedge, 1962; Буданцев, 1990а, б, 1991а, б, 1992а—в). Детали ультраструктуры поверхности эремов были описаны у 11 видов рода *Nepeta*, произрастающих на Пиренейском п-ове (Ubera, 1981).

В задачу нашего исследования входило изучение скульптурных особенностей поверхности эремов у видов из разных секций рода *Nepeta*, представляющих различные группы родства. В систематическом отношении этот род относится к числу трудных, поскольку многие его таксоны недостаточно хорошо очерчены в результате широко распространенных гибридизационных процессов, половой специализации цветков, а также слабой географической и экологической изоляции многих близкородственных рас. В связи с этим поиск дополнительных признаков, имеющих таксономическую значимость, приводит, как правило, к положительным результатам при выяснении родственных отношений видов и надвидовых категорий.

Материалом для исследований служили зрелые плоды из коллекции гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и личных сборов, проведенных в естественных условиях обитания видов на Кавказе, в Средней Азии, Сибири и Монголии. Поверхность эремов после напыления золотом изучалась с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35. Для выяснения масштабов вариабельности признаков ультраструктуры поверхности просматривали разные участки эремов в 3-кратной повторности. С учетом того, что детали поверхности эремов в апикальной и базальной частях несколько различаются у некоторых исследованных видов, в сравнительный анализ включены сведения, полученные при изучении центральных участков эремов, если это отдельно не оговорено. Эремы у ряда широко распространенных и полиморфных видов, таких как *N. cataria* L., *N. nuda* L., *N. podostachys* Benth., *N. bucharica* Lipsky и *N. olgae* Regel, исследовали по возможности в 2—3-кратных повторностях из различных частей их ареалов и в разных экологических условиях произрастания видов.

У исследованных видов рода *Nepeta* эремы имеют форму от продолговатой до эллиптической, в сечении трехгранные, с закругленными, реже острыми ребрами, в основании слегка или заметно суженные, на верхушке закругленные, тупые или усеченные (табл. I, *1, 4, 10*; II, *1, 4, 10*). Рубчик латеральный, почти прямой или чаще дугообразный, достигающий, например, у *N. brachyantha* Rech. f. et Edelb. 2/3 длины доли плода. У *N. leucolaena* Benth. (табл. I, *7*), *N. pilinux*

P. H. Davis и некоторых других видов верхушка эремов покрыта простыми членистыми волосками, а у *N. nuda* и *N. latifolia* DC. — папиллами (табл. III, *2*). Тонкие простые волоски в апикальной части эремов развиваются и у *N. cataria*, однако к моменту созревания плодов они опадают.

По характеру ультраструктуры поверхности наружной эпидермы перикарпия эремы у исследованных видов можно отнести к 2 основным типам: эремы с гладкой поверхностью граней и эремы со скульптурированной (бугорчатой или шиповатой) поверхностью.

Гладкие эремы имеют 3 варианта поверхности.

Неясноскульптурированная поверхность (табл. I, *2*) характеризуется отсутствием хорошо различимого клеточного строения в средней части эремов, которое маскируется кутикулой. В апикальной части отчетливо видны клетки наружной эпидермы перикарпия, они продолговатые, с прямыми, слабо утолщенными или лишенными утолщений антиклинальными стенками (АС). Наружные периклинальные стенки (НПС) в плане плоские или слегка вогнутые, гладкие (табл. I, *1, 3*) или мелкозернистые.

Сетчатая поверхность (табл. I, *6*; III, *3, 5*) образована продолговатыми, изодиаметрическими округлыми или полигональными клетками. АС прямые, с разной степенью утолщенности. НПС плоские или вогнутые, струйчато-морщинистые или складчато-морщинистые. К разновидностям сетчатой скульптуры можно отнести сетчато-ячеистую поверхность с более сильным утолщением АС и вогнутыми НПС (табл. I, *5, 8*) и складчато-ямчатую скульптуру (табл. III, *1, 4*), которая отличается неправильными по форме клетками с извилистыми и утолщенными АС.

Четковидная поверхность (табл. I, *9,10*) составлена неясными по форме клетками с мелкобугорчатыми утолщениями на АС. НПС вогнутые, мелкоструйчато-морщинистые.

Скульптурированные эремы отличаются хорошо выраженным рельефом поверхности за счет развития бугорков или шипиков, которые могут встречаться равномерно по всем граням долей плода (табл. II, *1, 10;* III, *2, 8*) или быть приуроченными к апикальной части эремов (табл. II, *4*). Клетки наружной эпидермы перикарпия изодиаметрические, полигональные, как правило, с утолщенными АС. НПС плоские, вогнутые или выпуклые, морщинистые или струйчато-морщинистые. В зависимости от формы бугорков этот тип имеет 4 варианта поверхности.

Бородавчатая поверхность (табл. II, *1—3*; III, *6*) характеризуется бугорками, образованными валиком радиально-вытянутых клеток. Верхушка бугорков при этом тупая или погруженная. Разновидностью бородавчатой скульптуры является бородавчато-папиллозная поверхность (табл. III, *5*) с папиллами по всей плоскости грани эрема.

Бугорчатая поверхность (табл. II, *7*) отличается бугорками с выпуклой или усеченной верхушкой, в образовании которых участвует один или несколько рядов радиальных клеток, приподнятых по отношению к плоскости грани эрема.

Бугорчато-ячеистая поверхность (табл. II, *6*) имеет бугорки с плоской верхушкой, составленные продолговатыми или изодиаметрическими клетками с сильно утолщенными АС и вогнутыми НПС.

Шиповатая поверхность (табл. II, *8—10*; III, *7, 8*) характеризуется резко выделяющимися, на верхушке закругленными или усеченными конусовидными шипиками, нередко теряющими форму в сухом состоянии. Шипики образованы продолговатыми крупными клетками.

Особенности скульптуры эремов у исследованных видов рода *Nepeta* имеют незначительный диапазон изменчивости в зависимости от географических и экологических факторов. Выдержанность этих признаков подтверждается также совпадением результатов нашего исследования с данными, полученными J. Ubera

(1981) для видов, произрастающих как на Пиренейском п-ове, так и за его пределами.

Распределение основных вариантов поверхности эремов среди видов рода *Nepeta* сведено в таблицу, в которой виды расположены в соответствии с принятой нами системой (Буданцев, 1993).

Как видно из таблицы, родственные виды имеют сходные варианты скульптуры эремов. Так, например, однотипная поверхность характерна для близких видов *N. bucharica* и *N. clarkei* Hook. f., *N. connata* Royle ex Benth. и *N. linearis* Royle ex Benth., а также для видов, родственных *N. podostachys* (*N. subincisa* Benth., *N. nervosa* Royle ex Benth., *N. elliptica* Royle ex Benth. и *N. discolor* Royle ex Benth.). Сходные варианты поверхности имеют эремы у исследованных видов из секций *Macronepeta* Benth., *Micronepeta* Benth., *Denudatae* (Briq.) A. Budantz., *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f., *Oxynepeta* Benth. и др., что свидетельствует о возможности использования признаков скульптуры в качестве диагностических для таксонов разного ранга. С другой стороны, неоднородными по характеру поверхности эремов оказались секции *Nepeta* и *Spicatae* (Benth.) Pojark. У большинства видов типовой секции встречаются бугорчатые или шиповатые эремы, за исключением *N. cataria*, плоды которого имеют сетчатую поверхность, что послужило основанием для выделения этого вида в монотипную подсекцию (Пояркова, 1954). Представители секции *Spicatae* имеют гладкие неясноскульптурированные или сетчатые эремы. Несмотря на внешне довольно резкие различия этих вариантов поверхности, они, по-видимому, имеют общее происхождение, поскольку разница между ними заключается в развитии у неясноскульптурированных эремов неравномерной по толщине кутикулы. Следует отметить, что неясноскульптурированные эремы встречаются также у видов секции *Micronepeta* Benth., составленной однолетниками, представители которой по ряду других морфологических признаков (характеру соцветия, форме чашечки и венчика) наиболее близки к видам секции *Spicatae*.

Анализ распространения видов со скульптурированными и гладкими эремами показывает довольно определенную их географическую приуроченность. Виды, имеющие сетчатые, сетчато-ячеистые и складчато-ямчатые поверхности граней эремов, занимают преимущественно восточную часть ареала рода (от Гиндукуша и Средней Азии до Китая и Японии). В их число входят представители секций *Macronepeta*, *Spicatae*, *Micronepeta* и *Capituliferae*. Из 37 исследованных видов с гладкими эремами только 11 распространены к западу от Афганистана — в Иране, Закавказье и Малой Азии. К последним относятся, например, виды секции *Denudatae*, ареал которой ограничен Кавказом и центральными районами Ирана. Однако представители этой секции в свою очередь тесно связаны с видами секции *Capituliferae* (Benth.) Pojark. (*N. olgae*, *N. floccosa*), распространенными в Средней Азии, Гиндукуше и Западных Гималаях. К видам с сетчатыми эремами, распространенным западнее Гиндукуша, относятся *N. crispa* Willd. и *N. chionophila* Boiss. et Hausskn., входящие в состав секции *Spicatae*, наиболее богато представленной к востоку от Иранского нагорья.

Виды со скульптурированными эремами, входящие в состав секций *Nepeta, Macrostegiae, Setanepeta, Orthonepeta, Subinterruptae* и др., встречаются, как правило, на западе родового ареала — в Западной Европе, Средиземноморье, Малой Азии и Иране. Лишь 18 из 55 видов, имеющих бородавчатые, бугорчатые, бугорчато-ячеистые или шиповатые плоды, распространены восточнее указанной территории. К ним относятся, в частности, помимо широкораспространенных видов *N. nuda* L. (секция *Orthonepeta*) и *N. ucranica* L. (секция *Oxynepeta*), представители секции *Sparthonepeta* с ареалом от Ирана до Западных Гималаев; среднеазиатские виды из секции *Kudrjaschevia* (Pojark.) A. Budantz., в целом близкие к видам предыдущей секции; некоторые виды из секции *Micranthae* (Boiss.) Pojark. — гиндукушский *N. rechingeri* Hedge и *N. micrantha* Bunge, достигающий на востоке ареала Западных Гималаев; а также сычуаньский вид

Поверхность эремов видов рода *Nepeta*

Секции, виды	Распространение	Поверхность эремов
Секция *Macronepeta* Benth.		
N. sibirica L.	Сибирь (юг), Вост. Казахстан, Монголия, Китай	Сетчато-ячеистая
N. manchuriensis S. Moore	Приморье, Китай (вост.)	»
N. souliei Lévl.	Китай (Тибет, Сычуань)	»
N. leucolaena Benth.	Гималаи, Китай (Тибет)	»
N. formosa Kudr.	Тянь-Шань	»
Секция *Appendiculae* C. Y. Wu et Hsuan		
N. fordii Hemsl.	Китай (юго-зап., юго-вост.)	Четковидная
N. sungpanensis C. Y. Wu et Hsuan	Китай (Сычуань)	Бугорчатая*
Секция *Glechomanthe* Pojark		
N. longibracteata Benth.	Памир, Афганистан, Зап. Гималаи	Складчато-ямчатая
Секция *Brachystegiae* (Pojark.) A. Budantz.		
N. glutinosa Benth.	Памир, Афганистан, Зап. Гималаи, Китай (Тибет)	Сетчатая
Секция *Catantherae* (Pojark.) A. Budantz.		
N. subhastata Regel	Памиро-Алай	Бородавчатая
Секция *Spicatae* (Benth.) Pojark.		
N. connata Royle ex Benth.	Зап. Гималаи	Неясноскульптурированная
N. linearis Royle ex Benth.	Афганистан, Гималаи	»
N. nervosa Royle ex Benth.	Зап. Гималаи, Китай (Тибет)	»
N. elliptica Royle ex Benth.	Гималаи	»
N. discolor Royle ex Benth.	Афганистан, Гималаи, Китай (Тибет)	»
N. podostachys Benth.	Памиро-Алай, Афганистан, Кашмир	»
N. subincisa Benth.	То же	»
N. pubescens Benth.	Афганистан	Складчато-ямчатая
N. tyttantha Pojark.	Памиро-Алай	»
N. alatavica Lipsky	»	»
N. clarkei Hook. f.	Афганистан, Зап. Гималаи	»
N. bucharica Lipsky	Тянь-Шань, Памиро-Алай	»
N. pamirensis Franch.	Памир, Афганистан, Зап. Гималаи, Китай (Тибет)	Неясноскульптурированная
N. crispa Willd.	Иран (центр., зап.)	Складчато-ямчатая
N. chionophila Boiss. et Hausskn.	Ирак (вост.), Иран (зап.)	Сетчато-ячеистая
Секция *Micronepeta* Benth.		
N. bracteata Benth.	Иран, Памиро-Алай, Афганистан	Неясноскульптурированная
N. daënensis Benth.	Памир, Афганистан, Пакистан (зап.)	»
N. jacubii Lipsky	Памиро-Алай, Афганистан	»
N. petraea Benth.	Ирак (вост.), Иран (сев.-зап.)	»
Секция *Capituliferae* (Benth.) Pojark.		
N. olgae Regel	Тянь-Шань, Памиро-Алай, Афганистан	Сетчатая
N. floccosa Benth.	Памир, Афганистан, Гималаи, Китай (Синьцзян, Тибет)	Складчато-ямчатая
Секция *Denudatae* (Briq.) A. Budantz.		
N. denudata Benth.	Иран (хр. Эльбурс)	»

Секции, виды	Распространение	Поверхность эремов
N. cephalotes Boiss.	Иран (хр. Эльбурс)	Сетчатая
N. prostrata Benth.	Иран (хр. Кухруд)	»
N. eremokosmos Rech. f.	Иран (хр. Эльбурс)	Складчато-ямчатая
N. gloeocephala Rech. f.	То же	Сетчатая
N. lasiocephala Benth.	Иран (центр.)	Складчато-ямчатая
N. supina Stev.	Кавказ	»
Секция *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f.		
N. distans Royle ex Benth.	Афганистан (вост.), Зап. Гималаи	Бородавчатая
N. schmidii Rech. f.	Пакистан (Читрал)	»
N. amicorum Rech. f.	Афганистан (вост.)	»
N. rugosa Benth.	Афганистан (вост.), Пакистан (зап.)	»
N. brachyantha Rech. f. et Edelb.	Афганистан (вост.), Пакистан (Читрал)	Бугорчатая
N. suavis Stapf	Афганистан (вост.), Пакистан (зап.)	Бородавчато-папиллозная
N. glomerulosa Boiss.	Иран, Афганистан, Пакистан, (зап.)	Бородавчатая
Секция *Kudrjaschevia (Pojark.) A. Budantz.*		
N. korshinskyi Lipsky	Памиро-Алай, Афганистан (сев.-вост.)	»
N. grubovii (Koczk.) A. Budantz.	Памиро-Алай	»
Секция *Macrostegiae* (Boiss.) Rech. f.		
N. italica L.	Европа (юго-зап.), Юго-Зап. Азия	Шиповатая
N. phyllochlamys P. H. Davis	Турция	Бугорчатая
Секция *Orthonepeta* Benth.		
N. nuda L.	От Зап. Европы до Центр. Сибири	»
N. latifolia DC.	Франция, Испания	»
Секция *Nepeta*		
N. cataria L.	От Зап. Европы до Японии	Сетчатая
N. persica Boiss.	Иран, Афганистан	Шиповатая
N. betonicifolia C. A. Mey.	Турция, Иран, Кавказ	Бугорчатая
N. cyanea Stev.	Кавказ	»
N. racemosa Lam.	Ирак (вост.), Турция, Иран, Кавказ	»
N. stenantha Kotschy et Boiss.	Турция (вост.)	Шиповатая
N. curviflora Boiss.	Юго-Зап. Азия	»
N. azurea R. Br. ex Benth.	Африка (Сомали, Эфиопия)	»
N. biloba Hochst. ex Benth.	Африка (Эфиопия)	»
N. atlantica Ball.	Африка (Марокко)	Бугорчатая
N. nepetella L.	Зап. Европа	»
N. amethystina Poiret	Зап. Европа, Африка (Тунис, Алжир, Марокко)	Шиповатая**
Секция *Micranthae* (Boiss.) Pojark.		
N. hindostana (Roth) Haines	Гималаи	Бугорчатая
N. micrantha Bunge	Вост. Европа, Казахстан, Средн. Азия, Китай (зап.), Монголия (зап.)	»
N. meyeri Benth.	Турция (вост.), Иран, Закавказье, Афганистан (зап.)	»
N. saccharata Bunge	Иран, Туркмения	»
N. humilis Benth.	Ирак (вост.), Иран	»
N. ispahanica Boiss.	Иран, Туркмения, Афганистан	»
N. bornmülleri Hausskn.	Иран (Керман)	»
N. rechingeri Hedge	Афганистан (центр.)	»
N. wettsteinii H. Braun	Ирак (вост.), Иран (сев.-зап.)	»

Секции, виды	Распространение	Поверхность эремов
N. shiraziana Boiss.	Иран	Шиповатая
Секция *Schizocalyx* (Boiss.) Pojark.		
N. teucriifolia Willd.	Ирак (вост.), Турция, Иран, Кавказ	Бугорчатая
N. trautvetteri Boiss. et Buhse	Турция (вост.), Иран (сев.-зап.), Закавказье	»
N. longituba Pojark.	Кавказ	»
N. macrosiphon Boiss.	Ирак (вост.), Турция (вост.), Иран	»
N. lamiifolia Willd.	Турция (вост.), Кавказ	»
N. cilicia Boiss. et Benth.	Юго-Зап. Азия, Турция	»
N. melissaefolia Lam.	Греция, о-в Крит	Шиповатая
Секция *Setanepeta* A. Budantz.		
N. ceasarea Boiss.	Турция	»
N. trichocalyx Greuter et Burdet	»	Бугорчатая
N. trachonitica Post	Сирия, Ирак (вост.), Турция, Иран (сев.-зап.)	Шиповатая
Секция *Subinterruptae* (Benth.) Ubera et Valdés		
N. tuberosa L.	Зап. Европа, Африка (сев.)	Бугорчатая
N. granatensis Boiss.	Зап. Европа, Африка (Марокко)	Шиповатая
N. stachyoides Coss ex Maire	Африка (Марокко)	»
N. viscida Boiss.	Турция (зап.)	Бугорчатая
N. multibracteata Desf.	Зап. Европа, Африка (сев.)	Шиповатая**
Секция *Oxynepeta* Benth.		
N. ucranica L.	От Центр. Европы до Зап. Сибири	Бугорчато-ячеистая
N. involucrata (Bunge) Bornm.	Юго-Зап. Азия, Иран, Закавказье	»
N. beltranii Pau	Испания	Бугорчато-ячеистая**

Примечание. * По Wu, Huang, 1977. ** По Ubera, 1981.

N. sungpanensis C. Y. Wu et Hsuan из своеобразной, эндемичной для Китая секции *Appendiculae* C. Y. Wu et Hsuan.

Можно предположить, что морфологические преобразования скульптуры поверхности эремов у видов рода *Nepeta* от гладкой к скульптурированной происходили параллельно с расселением рода в западном направлении из восточноазиатского центра, где сосредоточены группы, близкие к исходным типам не только этого рода, но и других родов трибы *Nepeteae*. На фоне этих основных процессов эволюции ультраструктуры поверхности эремов происходило образование и оригинальных вариантов скульптур (четковидной у *N. fordii* Hemsl., бородавчато-папиллозной у *N. suavis* Stapf), не обнаруженных к настоящему времени у других видов рода *Nepeta*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Билимович О. Ф. Значение анатомии околоплодника *Labiatae* для их систематики // Тр. Воронежск. гос. ун-та. 1935. Т. 7. С. 21—84. — *Буданцев А. Л.* Систематика рода *Nepeta* L. (*Lamiaceae*). Виды секции *Schizocalyx* Pojark. // Нов. сист. высш. раст. 1990а. Т. 27. С. 125—135. — *Буданцев А. Л.* Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Spicatae* // Бот. журн. 1900б. Т. 75. № 7. С. 1004—1013. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Capituliferae* и *Denudatae* // Бот. журн. 1991а. Т. 76. № 9. С. 1317—1322. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Macrostegiae* и *Setanepeta* // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 11. С. 1600—1607. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секция *Nepeta* // Бот. журн. 1992а. Т. 77. № 1. С. 115—126. —

Буданцев А. Л. Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Micranthae* и *Micronepeta* // Бот. журн. 1992б. Т. 77. № 6. С. 78—88. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секция *Sparthonepeta* // Бот. журн. 1992в. Т. 77. № 10. С. 75—82. — *Буданцев А. Л.* Конспект трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*). Роды *Meehania, Glechoma, Drepanocaryum, Marmoritis* и *Hymenocrater* // Бот. жур. 1992г. Т. 77. № 12. С. 118—128. — *Буданцев А. Л.* Конспект рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 99—105. — *Макарова З. И.* О значении анатомического строения околоплодника для систематики трибы *Nepeteae* семейства *Labiatae* // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 33—41. — *Пояркова А. И.* Род Котовник — *Nepeta* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 286—437. — *Bentham G. Labiatae* // A. De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. Vol. 12. P. 27—603. — *Briquet J. Labiatae* // A. Engler, K. Prantl. Nat. Pflanzenfam. Leipzig, 1895—1897. Bd 4. Abt. 3a. S. 183—375. — *Hedge I. C. Nepeta fissa* and the species allied to it // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1962. Vol. 24. N 1. P. 51—71. — *Hedge I. C. Labiatae* // Flora of Pakistan. № 192. Edinburgh, 1990. 310 p. — *Hedge I. C., Lamond J. M.* Studies in the flora of Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N 2. P. 89—161. — *Hedge I. C., Lamond J. M., Nepeta* L. // P. H. Davis. Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 264—289. — *Rechinger K. H. Nepeta* L. // Flora Iranica. Graz. 1982. N 150. P. 108—216. — *Ubera J.* Carpologia de *Nepeta* L. (*Labiatae*) en la Peninsula Iberica // Lagascalia. 1981. Vol. 10. N 2. P. 217—225. — *Wojciechowska B.* Morfologiczne i anatomiczne cechy owoców srodkowoeuropejskich gatunków niektórych rodzajów podrodziny *Stachydoideae* z rodziny *Labiatae* // Monogr. Bot. 1961. Vol. 12. S. 49—89. — *Wojciechowska B.* Morfologia i anatomia owoców i nasion z rodziny *Labiatae* ze szczegolnym uwzglednieniem gatunków leczniczych // Monogr. Bot. 1966. Vol. 21. S. 3—245. — *Wunderlich R.* Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens // Österr. Bot. Zeitschr. 1967. Bd 114. H. 4-5. S. 383—483.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 XI 1992

УДК 582.26 : 581.9(571.5)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

О. В. Бородулина, И. В. Макарова

РОД *NITZSCHIA* (*BACILLARIOPHYTA*) В ВЕРХНЕМ ТЕЧЕНИИ РЕКИ ТОБОЛ И ЕЕ ПРИТОКАХ

O. V. BORODULINA, I. V. MAKAROVA. THE GENUS *NITZSCHIA* (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE UPPER REACHES OF THE TOBOL RIVER AND ITS TRIBUTARIES

Приведены результаты изучения видового состава рода *Nitzschia* в верхнем течении р. Тобол и ее притоках. Обнаружено 40 видов из 10 секций, расширен список видов для территории России и Казахстана, уточнена экологическая характеристика некоторых видов.

Род *Nitzschia* Hass. наиболее богато представлен среди родов диатомовых водорослей в региональных флорах водоемов бореальной и субтропической зон и уступает по видовому разнообразию только роду *Navicula* Bory. Однако виды рода *Nitzschia* гораздо меньше изучены на электронно-микроскопическом уровне по сравнению с другими видами родов диатомовых водорослей. В отечественной литературе данные электронно-микроскопического изучения рода *Nitzschia* представлены преимущественно в работах В. И. Михайлова (1975, 1976а—в, 1978, 1981, 1984). Недостаточная изученность морфологии этого рода в значительной степени затрудняет идентификацию многих его видов. Тем не менее в работах, посвященных крупным региональным пресноводным флорам, приводятся достаточно большие списки видов рода *Nitzschia* (от 23 до 80 видов). При этом, как правило, они проиллюстрированы менее чем наполовину, часто иллюстрации

отсутствуют совсем (Андреев и др., 1963; Музафаров, 1965; Коган, 1973; Комаренко, Васильева, 1975; Левадная, 1986; и др.).

Современная классификация рода невозможна без использования сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов (СЭМ, ТЭМ). За рубежом изучению рода *Nitzschia* в СЭМ уделяется большое внимание, особенно в последние годы (Lange-Bertalot, 1976, 1980; Lange-Bertalot, Simonsen, 1978; Mann, 1986; Lange-Bertalot, Krammer, 1987; Krammer, Lange-Bertalot, 1988). Благодаря использованию СЭМ в настоящее время получено более полное представление о морфологии рода и его таксономическом разнообразии; многие виды переведены в синонимы, уточнена внутривидовая систематика (Krammer, Lange-Bertalot, 1988). В нашей статье принято разделение рода на секции, предложенное K. Krammer и H. Lange-Bertalot (1988), как более обоснованное, поскольку автор использовал электронно-микроскопические данные, позволяющие более четко обозначить объемы каждой секции.

Материал, использованный в статье, был собран в верхнем течении р. Тобол и ее притоках Убаган, Шортанды, Аят, Тогузак, Жалкуар в разные сезоны 1987—1991 гг. Эти реки характеризуются повышенной минерализацией (от 500 до 6000 мг/л), изменяющейся в зависимости от времени года. Изучение обширного материала (около 700 проб планктона, бентоса и обрастаний) позволило выявить 40 видов рода *Nitzschia* из 10 секций, многие из которых изучены в СЭМ. В списке они приведены с короткими диагнозами; 37 видов проиллюстрированы; 5 видов (*Nitzschia commutatoides, N. solita, N. perspicua, N. draveillensis, N. graciliforms*) впервые отмечены для России, Казахстана и сопредельных стран. Значительный процент в списке составляют галофилы (30%) и мезогалобы (22.5%).

Микрофотографирование в СЭМ JSM-35C осуществлено Н. В. Ченцовой и Л. А. Карцевой, за что авторы выражают им свою признательность, а на световом микроскопе (СМ) МБИ-3 с использованием объективов апохромат 100/1.32 и 60/0.7 и фотонасадки МФН-3 — О. В. Бородулиной.

Секция *Sigmoideae*

Панцирь с пояска сигмоидной формы, вдоль киля наружной поверхности панциря расположена специальная структура — конопеум в виде отдельной от створки, гладкой или перфорированной пластины (Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 11, fig. 1, *1, 4*). Киль от умеренно до слабо эксцентричного, центральные фибулы у части видов этой секции расположены друг от друга дальше, чем остальные.

1. *Nitzschia acuta* Hantzsch. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 16, fig. 4, *7*; fig. 8, *5—8A*.

Створки узколанцетные, постепенно сужающиеся к закругленным концам, 100—125 мкм дл., 5 мкм шир. Фибул 7—8, штрихов больше 35 в 10 мкм.

Олигогалоб, индифферент.

Р. Тобол, единично.

2. *N. sigmoidea* (Nitzsch) W. Smith. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 12, fig. 4, *1, 2*; fig. 5, *1—5*.

Створки линейные, на концах клиновидно суженные, 200—450 мкм дл., 6—10 мкм шир. Фибул 5—6 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем остальные, штрихов 22—27 в 10 мкм (табл. I, *1*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, Аят, Тогузак, единично—редко.

3. *N. vermicularis* (Kütz.) Hantzsch. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 12. fig. 4, *1, 2*; fig. 5, *1—5*.

Створки линейные, постепенно сужающиеся к концам, 120—170 мкм дл., 5—6 мкм шир. Фибул 7—11 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем остальные, штрихи едва заметные в СМ, более 30 в 10 мкм (табл. I, *2*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, единично.

Секция *Dissipatae*

Панцирь сигмоидно не изогнут; для этой секции, как и для предыдущей, характерен конопеум. Положение киля очень варьирует – от расположенного по центру створки до сильно эксцентричного.

4. *N. dissipata* (Kütz.) Grun. – Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 19, 20, fig. 11, *1—4*.

Створки ланцетные, концы клювовидные или головчатые, 25—50 мкм дл., 5—6 мкм шир. Фибул 7—10 в 10 мкм, штрихи в СМ не различимы, 39—50 в 10 мкм (табл. I, *3—5*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Жалкуар, Убаган, Тогузак, нередко—часто.

5. *N. heufleriana* Grun. – Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 22, fig. 13, *1—5*.

Створки от линейных до линейно-ланцетных, со слабо головчатыми концами, 66—126 мкм дл., 4—6 мкм шир. Фибул 9—11 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем остальные, штрихов 20—24 в 10 мкм (табл. I, *6, 7*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, единично—редко.

6. *N. recta* Hantzsch. – Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 20, 21, fig. 12, *1—11*.

Створки от линейных до линейно-ланцетных, с клиновидно суженными закругленными концами, 50—100 мкм дл., 5—7 мкм шир. Фибул 5—7 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем другие, штрихи трудно различимы в СМ, 35—55 в 10 мкм (табл. I, *8—11*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, Жалкуар, Тогузак, редко—часто.

Секция *Obtusae*

Панцирь сигмоидно изогнут с пояска и со створки. Киль более эксцентричен дистально, чем проксимально. Виды этой секции характеризуются четко выраженным центральным узелком. Отличаются от секции *Sigmoideae* отсутствием конопеума.

7. *N. filiformis* (W. Sm.) Van Heurck. – Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 27, 28, fig. 19, *7—13*; fig. 20, *1, 7, 13, 14*.

Створки линейно-ланцетные, слабо сигмоидно изогнутые, 30—65 мкм дл., 5 мкм шир. Фибул 7—10 в 10 мкм, штрихов 30—35 в 10 мкм (табл. I, *12, 15*).

Олигогалоб, галофил.

Р. Тобол, единично—редко.

8. *N. obtusa* W. Sm. – Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 25, 26, fig. 17, *1, 2*; fig. 18, *1*.

Створки линейные, сигмоидно изогнутые, в середине вогнутые, с тупо закругленными концами, 100—150 мкм дл., 8—10 мкм шир. Фибул 6—7 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем остальные, штрихов 25—26 в 10 мкм (табл. I, *13*).

Мезогалоб.

Реки Тобол, Шортанды, единично.

9. *N. scalpelliformis* (Grun.) Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 26, fig. 18, *2—5, 7, 11, 12*.

Створки линейные, сигмоидно изогнутые, на середине слегка слабо вогнутые с косо срезанными, тупо закругленными концами, 40—65 мкм дл., 4—6 мкм шир. Киль в области центрального узелка сдвинут внутрь. Фибул 7—9 в 10 мкм, штрихов 27—38 (табл. I, *14, 16—18*).

Мезогалоб.

Реки Тобол, Тогузак, Убаган, единично—часто.

Секция *Tryblionellae* s. l. Hustedt, 1930

Панцирь прямой, отношение его длины к ширине меньше, чем у других нитцший. Киль сильно эксцентричный. Створки с характерной для секции продольной складкой на наружной поверхности, где структура смягчается или совсем отсутствует. Характерно также наличие на лицевой поверхности створки особых «опорных» ребер «Stutzrippen», которые сильно выступают над штрихами (Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 222, fig. 3, *1, 2*).

10. *N. angustata* (W. Sm.) Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 48, fig. 36, *1—5*.

Створки от линейных до линейно-ланцетных, с краями, едва вогнутыми на середине, и клиновидно суженными концами, 33—65 мкм дл., 6—10 мкм шир. Фибулы трудноразличимые, совпадают по количеству с числом поперечных ребер, 15—17 в 10 мкм (табл. I, *22, 23*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, Жалкуар, единично—нередко.

11. *N. compressa* var. *balatonis* (Grun.) L.-Bert. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 46, fig. 38, *1—4*. — *N. punctata* sensu Hust. in A. Schmidt et al., 1921, fig. 330, *12*.

Створки от широкоэллиптических до эллиптически-ланцетных, 16—25 мкм дл., 7 мкм шир. Фибул 17—20 в 10 мкм, их число совпадает с количеством поперечных ребер (табл. I, *26*; II, *1, 2*).

Мезогалоб.

Реки Тобол, Убаган.

12. *N. constricta* (Kütz.) Ralfs. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 43, fig. 35, *1—6*. — *N. apiculata* (Greg.) Grunow, 1878 : 118.

Створки линейные, в середине слегка вогнутые, со слабо клювовидно оттянутыми концами, 40—50 мкм дл., 5—8 мкм шир. Фибулы незаметные, так как их число совпадает с количеством ребер, 14—17 в 10 мкм, штрихи расположены в квинкусах, 45 в 10 мкм (табл. I, *24, 25*; II, *5*).

Олигогалоб, галофил.

Реки Тобол, Шортанды, Жалкуар, Убаган, редко—нередко.

13. *N. hungarica* Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 42, 43, fig. 34, *1—3*.

Створки линейные, края в середине слегка вогнутые, с клиновидными, слабо клювовидно оттянутыми концами, 48—60 мкм дл., 7—9 мкм шир. Фибул 7—10 в 10 мкм, средние 2 расположены дальше друг от друга, чем остальные, ребер 16—20 в 10 мкм, между ребрами по 2 ряда ареол (табл. I, *27, 28*).

Олигогалоб, галофил.

Реки Тобол, Шортанды, Тогузак, Жалкуар, Аят, Убаган, редко—нередко.

14. *N. calida* Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 40, 41, fig. 30, *1—5*. — *N. tryblionella* var. *calida* (Grun.) V. Heurck, 1885 : 171, tab. 59, *4, 5*.

Створки линейные, в середине более или менее вогнутые, с коротко клювовидно оттянутыми концами, 27—50 мкм дл., 8—10 мкм шир. Фибул 7—10 в 10 мкм, «опорных» ребер 9—15, весьма плотно расположенных (табл. I, *20*).

Олигогалоб, галофил.

Р. Тобол, единично.

15. *N. debilis* (Arnott) Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 39, 40, fig. 27, *9—11*.

Створки широкоэллиптические, с широко закругленными концами, 13—24 мкм дл., 7—10 мкм шир. Фибулы широкие, 8—10 в 10 мкм, средние 2 расположены друг от друга дальше, чем остальные. Складка более или менее отчетливая, «опорные» ребра более резко выражены с одной стороны створки, чем с другой, около 10 в 10 мкм.

Олигогалоб, индифферент.

Р. Тобол, редко.

16. *N. levidensis* (W. Sm.) Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 37—39, fig. 28, *1—11*; fig. 29, *1—99*. — *N. tryblionella* var. *levidensis* (W. Sm.) Grunow in: Cleve und Grunow, 1880 : 70.

Створки линейно-эллиптические, в середине слегка вогнутые, с клиновидными, тупо закругленными концами, 18—50 мкм дл., 8—11 мкм шир. Фибул 6—10 в 10 мкм, ребер 5—12. Для этого вида характерно утолщение края створки на ее внешней поверхности (табл. I, *19*; II, *4*).

Мезогалоб.

Р. Тобол, редко.

17. *N. littoralis* Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 41, 42, fig. 31, *1—5*. — *N. tryblionella* var. *littoralis* Grun. in: Van Heurck, 1881 : 172, tab. 59, *1—3*.

Створки от широкоэллиптических до линейно-эллиптических, в середине слегка суженные, с коротко клювовидными концами, 40—60 мкм дл., 12—20 мкм шир. Фибул 6—7 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем другие. Поперечные «опорные» ребра слабо выражены, штрихи трудно различимы в СМ, более 30 в 10 мкм (табл. I, *21*).

Мезогалоб.

Р. Тобол, единично.

18. *N. tryblionella* Hantzsch. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 37, fig. 27, *1—4*.

Створки от линейно-эллиптических до линейно-ланцетных, с клиновидными, тупо закругленными концами, 50—110 мкм дл., 16—25 мкм шир. Фибул 5—9 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем остальные. Поперечных «опорных» ребер 6—8 в 10 мкм. Продольная складка ярко выражена (табл. II, *3*).

Олигогалоб, галофил.

Реки Тобол, Шортанды, Тогузак, единично—редко.

Секция *Sigmata* sensu Grunow.

Панцирь изогнут с пояска. Киль сильно эксцентричный, с фибулами, расположенными равномерно по всей его длине, 2 средние расположены друг от друга на таком же расстоянии, как и другие. Конопеум отсутствует.

19. *N. sigma* (Kütz.) W. Sm. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 32, 33, fig. 23, *1—9*; fig. 24, *1*.

Створки в зависимости от положения от слабо до сильно сигмоидно изогнутых, с клиновидными концами, 55—300 мкм дл., 6—9 мкм шир. Фибул 7—8 в 10 мкм, штрихов 24—25 и более, которые образуют продольные волнистые линии (табл. II, *6*, *7*).

Мезогалоб.

Реки Тобол, Шортанды, Тогузак, Убаган, Аят, единично—редко.

Секция *Grunowiae*

Панцирь прямой, с пояска прямоугольный. Киль сильно эксцентричный, с фибулами, простирающимися далеко в середину створки.

Секция представлена одним видом, поскольку вид *Nitzschia denticula* переведен в род *Denticula*.

20. *N. sinuata* var. *tabellaria* (Grun.) Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 52, 53, fig. 40, *1—3*.

Створки короткие, ромбические, с головчато закругленными концами, 19—30 мкм дл., 7—8 мкм шир. Фибул 5—8 в 10 мкм, выступающих до середины створки, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем другие, штрихов 18—25 в 10 мкм (табл. II, *15*).

Олигогалоб, индифферент.

Р. Жалкуар, единично.

Секции *Dubiae* и *Bilobatae*

Обе секции морфологически очень близки. Панцирь прямой. Киль от сильно до умеренно эксцентричного. Все виды имеют ясно выраженный центральный узелок между 2 ветвями шва. Края створок в середине в разной степени вогнуты, концы створок асимметричны по строению: с одной стороны выпуклые, с другой — вогнутые. От секции *Tryblionellae* отличаются слабо выраженной продольной складкой или ее полным отсутствием.

21. *N. commutata* Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 56, 57, fig. 42, *1—6*.

Створки линейные, в середине более или менее отчетливо вогнутые, с концами асимметрично клювовидными, 40—65 мкм дл., 5—8 мкм шир. Фибул 9—12, штрихов 20—23 в 10 мкм. Продольная складка слабо выражена или отсутствует (табл. II, *8*).

Мезогалоб.

Реки Тобол, Шортанды, единично.

22. *N. commutatoides* L.-Bert. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 58, fig. 43, *1—4*.

Створки в середине сильно вогнутые, с клиновидными концами, 65 мкм дл. и более, 7—12 мкм шир. Фибул 6—8 в 10 мкм, штрихов 18—22 в 10 мкм. Продольная складка выражена лучше, чем у *N. commutata* (табл. II, *9*).

Мезогалоб.
Р. Тобол, единично.

23. *N. dubia* W. Sm. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 55, 56, fig. 41, *1, 2*.
Створки широколинейные, в середине слегка вогнутые, с асимметричными, коротко клювовидно оттянутыми концами, 100—120 мкм дл., 12—14 мкм шир. Фибул 9—10 в 10 мкм, штрихов 21—24 в 10 мкм (табл. II, *10, 11*).
Олигогалоб, индифферент.
Реки Тобол, Шортанды, Жалкуар, Тогузак, Убаган, единично—редко.

24. *N. lacunarum* Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 68, 69, fig. 54, *4—5А*.
Створки ладьевидные или линейные, в середине более или менее вогнутые, с клювовидными, закругленными концами, 70—75 мкм дл., 6—7 мкм шир. Фибул 6—7 в 10 мкм, расположенных неравномерно, штрихи едва различимы в СМ, 28—32 в 10 мкм.
Мезогалоб.
Р. Тобол, единично.

Секция *Linearis*

Панцирь линейный, прямой. Киль слабо эксцентричный, без конопеума. Створки без продольной складки. Часть видов из этой секции Krammer и Lange-Bertalot (1988) перевели в секцию *Dissipatae* и другие секции. Эти авторы рассматривают секцию *Linearis* как гетерогенную. При более тщательном ее изучении оставшиеся виды будут уточнены и займут соответствующее систематическое положение.

25. *N. linearis* (Ag.) W. Sm. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 69—71, fig. 55, *1—10*.
Створки линейные и линейно-ланцетные, с суженными и головчато закругленными концами, 100—160 мкм дл., 4—6 мкм шир. Фибул 8—12 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем другие, штрихов 30 и более в 10 мкм (табл. II, *12*).
Олигогалоб, индифферент.
Реки Тобол, Шортанды, Тогузак, единично—нередко.

26. *N. vitraeae* Norman. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 72—74, fig. 56, *1—7*.
Створки линейно-ланцетные, с клиновидно суженными и головчато закругленными концами, 30—85 мкм дл., 4—10 мкм шир. Фибул 4—6 в 10 мкм, штрихи четко пунктирные, 20—27 в 10 мкм (табл. II, *13, 14*).
Мезогалоб.
Реки Тобол, Тогузак, единично—редко.

Секция *Lanceolatae*

Панцирь прямой, посередине обычно не суженный. Створки ланцетные, линейно-ланцетные до эллиптических или линейных, без продольной складки. Киль сильно эксцентричный, без конопеума. Krammer и Lange-Bertalot (1988) придают особое значение наличию или отсутствию центрального узелка и соответственно прерывности и непрерывности шва, в связи с чем секция делится на 2 группы — *А* (с узелком) и *Б* (без узелка).

27. *N. amphibia* Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 108, 109, fig. 78, *13—26*.

Створки от эллиптических до ланцетных и линейных, с разной формой концов, часто с остро закругленными, 10—30 мкм дл., 3.5—5 мкм шир. Фибул 7—9 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем остальные, штрихов 13—18 в 10 мкм, в СМ они выглядят грубо пунктирными (табл. II, *16—18*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, Жалкуар, единично—нередко.

28. *N. capitellata* Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 88—90, fig. 62, *1—12A*; fig. 63, *1—3*, *14*.

Створки от линейных до ланцетных, в середине слегка вогнутые, с оттянутыми, более или менее головчатыми концами, 37—60 мкм дл., 4—5.5 мкм шир. Фибул 12—13, 2 средние расположены дальше друг от друга, чем остальные, штрихи не различимы в СМ (табл. II, *19*, *20*).

Олигогалоб, галофил.

Р. Тобол, редко.

29. *N. communis* Raben. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 110, fig. 79, *1—6*.

Створки от линейно-эллиптических до линейных, со слабо оттянутыми, тупо закругленными концами, 20—40 мкм дл., 4—6 мкм шир. Фибул 13—17 в 10 мкм, расположенных в середине равномерно, штрихов 28—39 в 10 мкм (табл. II, *21*, *22*; III, *1—3*).

Олигогалоб, галофил.

Реки Тобол, Шортанды, единично—нередко.

30. *N. frustulum* var. *frustulum* (Kütz.) Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 94, 95, fig. 68, *1—19*.

Створки ланцетные или линейно-ланцетные, с остро закругленными, часто клювовидно оттянутыми концами, 5—65 мкм дл., 2—4 мкм шир. Фибул 10—16 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем другие, штрихов 19—28 в 10 мкм, отчетливо различимых в СМ (табл. III, *4*, *5*, *7*, *8*).

Олигогалоб, галофил.

Реки Тобол, Шортанды, Убаган, единично—часто.

N. frustulum var. *inconspicua* Grun. in: Van Heurck, 1881, tab. 69, *6*.

Створки эллиптически-ланцетные, с тупо закругленными, не оттянутыми концами, 3—22 мкм дл., 2—3.5 мкм шир. Фибулы утолщенные, 8—13 в 10 мкм, штрихов 23—32 в 10 мкм (табл. III, *6*, *9*, *10*).

Олигогалоб, галофил.

Реки Тобол, Шортанды, Убаган, единично—часто.

31. *N. intermedia* Hantzsch. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 87, 88, fig. 61, *1—10*.

Створки от линейных до линейно-ланцетных, часто с более или менее удлиненными, клиновидно суженными концами, 50—140 мкм дл., 5—7 мкм шир. Фибул 6—10 в 10 мкм, расположенных на одинаковом расстоянии друг от друга по всей длине створки, штрихи заметно пунктирные, 22—30 в 10 мкм (табл. III, *11*).

Олигогалоб, индифферент.

Р. Тобол, редко—нередко.

32. *N. microcephala* Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 120, fig. 83, *10—18*.

Створки от эллиптических до линейно-эллиптических, с перетянутыми концами, от коротко клювовидных до головчатых, 7—19 мкм дл., 2.5—4 мкм шир. Фибулы расположены более или менее равномерно, 13—19 в 10 мкм, штрихи в СМ не различимы, 30—40 в 10 мкм (табл. III, *12, 13*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, Убаган, единично—нередко.

33. *N. palea* (Kütz.) W. Smith. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 85, 86, fig. 59, *1—24*; fig. 60, *1—7*.

Створки чаще линейно-ланцетные с остро закругленными или слегка головчато закругленными концами, 30—50 мкм дл., 3—5 мкм шир. Фибул 10—15 в 10 мкм, 2 средние расположены друг от друга дальше, чем остальные, штрихов 30—40 в 10 мкм (табл. III, *14—18*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, Жалкуар, Тогузак, Убаган, единично—очень часто.

34. *N. paleacea* (Grun.) Van Heurck. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 114, fig. 81, *1—7*. — *N. makarovae* Mich., Михайлов, 1984 : 28, табл. I, *1—8*.

Створки от ланцетных до линейно-ланцетных, постепенно сужающиеся к остро закругленным концам, 20—45 мкм дл., 1.8—3 мкм шир. Фибул 14—19 в 10 мкм, 2 средние обычно гораздо дальше расположены друг от друга, чем остальные, штрихов 50—56 в 10 мкм, не различимых в СМ (табл. III, *19—23*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Шортанды, единично—в массе.

35. *N. perspicua* Cholnoky. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 112, fig. 80, *1—9*.

Створки линейно-эллиптические, со слегка оттянутыми тупыми концами, 20—45 мкм дл., 3—5 мкм шир. Фибул 17—20 в 10 мкм, расположенных равномерно, штрихи различимы только в СЭМ, 40—53 в 10 мкм (табл. IV, *1—3*).

Олигогалоб, индифферент.

Р. Тобол, единично.

36. *N. solita* Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 99, fig. 71, *1—12*.

Створки ланцетные или широколинейные, с клювовидно оттянутыми концами, 27—55 мкм дл., 4—6 мкм шир. Фибулы расположены равномерно, 11—16 в 10 мкм, штрихов 27—29 в 10 мкм, с различимой в СМ пунктирностью (табл. IV, *4—10*).

Олигогалоб, галофил.

Реки Тобол, Шортанды, редко—часто.

Секция *Nitzschiellae*

Панцирь веретеновидный, с удлиненными концами. Киль эксцентричный. По тонкой структуре, наличию или отсутствию центрального узелка и интервала между средними фибулами эта секция близка к секции *Lanceolatae*.

37. *N. acicularis* (Kütz.) W. Smith. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 123, fig. 85, *1—4*.

Створки веретеновидные, с резко вытянутыми, тонкими удлиненными концами, 30—65 мкм дл., 2.5—5 мкм шир. Фибулы равномерно расположены по всей длине створки, 15—22 в 10 мкм, штрихов больше 60 в 10 мкм (табл. IV, *11, 12*).

Олигогалоб, индифферент.

Реки Тобол, Жалкуар, Тогузак, единично—часто.

38. *N. draveillensis* Coste et Ricard. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 123, 124, fig. 85, *5, 6*. — *N. acicularioides* Archibald, 1966 : 229, tab. 1, *2—4*.

Створки веретеновидные, с сильно оттянутыми концами, 40—110 мкм дл., 2.5—4.5 мкм шир. Фибул 18—21 в 10 мкм, в центре 2 средние расположены друг от друга дальше, чем другие, штрихов более 55 в 10 мкм (табл. IV, *13*).

Олигогалоб, галофил.

Р. Шортанды, единично.

39. *N. graciliformis* L.-Bert. et Simonsen. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 115, fig. 81, *8, 9*.

Створки от линейных до линейно-ланцетных, постепенно сужающиеся к длинно клювовидно оттянутым закругленным концам, 52—70 мкм дл., 2 мкм шир. Фибул 16—22 в 10 мкм, 2 средние обычно дальше расположены друг от друга, чем остальные, штрихи различимы только в СЭМ, 60—65 в 10 мкм (табл. IV, *14—18*).

Олигогалоб, индифферент.

Р. Убаган, нередко.

40. *N. reversa* W. Smith. — Krammer, Lange-Bertalot, 1988 : 124, fig. 85, *7—10*.

Створки по форме и другим признакам близки к створкам *N. draveillensis*, отличаются лишь отогнутыми в разные стороны концами, которые длиннее, чем у вышеназванного вида, их длина может достигать 180 мкм (табл. IV, *19*).

Мезогалоб.

Реки Тобол, Убаган, единично—часто.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев Г. П., Горячева Г. И., Скабичевский А. П., Чернявская М. А., Чистяков Л. Д. Водоросли реки Иртыш и его бассейна // Природа поймы р. Оби и ее хозяйственное освоение. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1963. Т. 152. С. 69—103. — *Коган Ш. И.* Водоросли водоемов Туркменской ССР. II. Ашхабад: Ылым, 1973. 210 с. — *Комаренко Л. Е., Васильева И. И.* Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М.: Наука, 1975. 423 с. — *Левадная Г. Д.* Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука. 1986. 284 с. — *Михайлов В. И.* Морфологическая изменчивость двух видов рода *Nitzschia* Hass., обрастающих колонии планктонных синезеленых водорослей // Бот. журн. 1975. Т. 60 № 3. С. 364—367. — *Михайлов В. И.* Виды рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в Волжских водохранилищах // Бот. журн. 1976а. Т. 61. № 4. С. 543—547. — *Михайлов В. И.* Виды рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в водоемах Западного Таймыра // Бот. журн. 1976б Т. 61. № 7. С. 950—955. — *Михайлов В. И.* Виды рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в реликтовых озерах Западного Узбоя (Туркменская ССР) // Бот. журн. 1976в. Т. 61. № 9 С. 1234—1237. — *Михайлов В. И.* Тонкая структура двух редких видов рода *Nitzschia* Hass из водоемов Западного Таймыра // Структура и функции биоценозов Таймырской тундры Л.: Наука, 1978. С. 198—202. — *Михайлов В. И.* Новый вид рода *Nitzschia* Hass (*Bacillariophyta*) из водоемов Западного Таймыра // Нов. сист. низш. раст. 1981. Т. 18 С. 22—23. — *Михайлов В. И.* Новые виды рода *Nitzschia* Hass. (*Bacillariophyta*) в пойменных водоемах реки Колымы // Нов. сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 26—31. — *Музафаров А. М* Флора водорослей водоемов Средней Азии. Ташкент: Наука, 1965. 568 с. — *Archibald R. E. M* Some new and rare *Nitzschiae* (*Diatomaceae*) from the voal Dam catchment area (South Africa) // Portugal. Acta Biol. 1966. Vol. 8. P. 227—238. — *Cleve P., Grunow A.* Beitrage zu Kenntnis der arktischen Diatomeen // K. Svenska. Vet. Akad. Handl. 1880. Bd 17. H. 2 S. 1—121. — *Grunow A.* Algen und Diatomaceen aus dem Kaspischen Meere // Dr. O. Schneider' naturwissensch. Beitr. zur Kenntnis der Kaukasusländer. der naturw. Ges, 1878. S. 98—132. — *Hustedt F.* Deutsche Salzwasser-Diatomeen. II // Mikrokosmos. 1913. Bd 7. S. 180—186. — *Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae* Bd 2. Stuttgart; N. Y., 1988. 595 S. — *Lange-Bertalot H.* Eine Revision zur Taxonomic de

Nitzschia lanceolatae Grunow // Nova Hedwigia. 1976. Bd 28. S. 253—308. — *Lange-Bertalot H.* New species combinations and synonims in the genus *Nitzschia* // Bacillaria. 1980. Vol. 3. P. 41—78. — *Lange-Bertalot H., Krammer K. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae.* Berlin; Stuttgart, 1987. 289 S. — *Lange-Bertalot H., Simonsen R.* A taxonomic revision of the *Nitzschia lanceolatae* Grun. // Bacillaria. 1978. Vol. 1. P. 11—111. — *Mann D. G. Nitzschia* subgenus *Nitzschia* // Proc. VIII Int. Diatom Symp. Paris, 1986. P. 215—226. — *Schmidt A.* Atlas der Diatomaceenkunde. Leipzig, 1874—1959. 416 Tab. — *Van Heurck H.* Synopsis des diatomeen de Belgique. Anvers. Atlas, 1881. Texte, 1885. 235 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 17 VIII 1992

УДК 581.9(470.11) : 577.472

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

Н. В. Вехов

ГИДРО- И ГИДАТОФИТЫ ОСВОЕННЫХ ПОЙМЕННЫХ ЛАНДШАФТОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ АРХАНГЕЛЬСКА

N. V. VEKHOV. THE HYDRO- AND HYDATOPHYTES OF THE SETTLED FLOOD-PLAIN LANDSCAPES IN THE NEIGHBOURHOOD OF ARCHANGELSK-CITY

На основе данных обследования пойменных водоемов нижнего течения р. Сев. Двины близ г. Архангельска (июнь—июль 1989 г.) и сопоставления литературных сведений за период с конца XIX—начала XX вв. до наших дней проанализированы изменения состава и биотопического распределения флоры в результате изменения экологической обстановки в очаге хозяйственного освоения. В различных водоемах и водотоках сформировался комплекс гидро- и гидатофитов из 8 наиболее массовых видов (*Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii, Lemna minor, L. trisulca, Spirodella polyrhiza, Stratoides aloides, Elodea canadensis, Hydrocharis morsus-ranae*); остальные макрофиты более редкие; местонахождения *Potamogeton filiformis, Nuphar lutea, Ceratophyllum demersum* единичны. Обычные до первой половины XX в. группировки амфибиотических макрофитов занимают ограниченные участки. В очаге освоения были нарушены зональная специфика флоры и закономерности биотопического распределения, характерные для таежной зоны.

В настоящее время в литературе имеются сведения о составе флоры, закономерностях распространения и особенностях биотопического распределения макрофитов на севере таежной зоны европейской части России (Постовалова, 1966, 1969, 1984; Флора европейской части СССР, 1974—1987; Флора северо-востока..., 1974—1977; Потокина, 1985). Однако до сих пор практически нет данных о последствиях антропогенного воздействия на флору и о реакции отдельных видов макрофитов на усиливающийся антропогенный пресс на водные экосистемы региона.

В июне—первой половине июля 1989 г. автором были проведены специальные гидроботанические наблюдения в пойме левобережья нижнего течения р. Сев. Двины близ г. Архангельска, на о-ве Заостров. Этот участок поймы представляет собой удобный полигон для изучения последствий антропогенного воздействия на флору макрофитов. В литературе имеются материалы по отдельным видам макрофитов за значительный временной период (с конца XIX—начала XX вв. до настоящих дней) с указанием разной нагрузки антропогенного воздействия на водные экосистемы (Бекетов, 1884; Кузнецов, 1888; Перфильев, 1934, 1936; Постовалова, 1966, 1969, 1987; Потокина, 1985). Сопоставление такой информации позволяет выявить специфику происходящих изменений в составе и биотопическом распределении макрофитов в очаге хозяйственного освоения. Латинские названия даны по сводке С. К. Черепанова (1981).

Экологическая обстановка в пойме нижнего течения р. Сев. Двины

До середины XX в. пойменные ландшафты низовьев р. Сев. Двины характеризовались распространением заболоченных и сырых лугов, болот, ручьев, озер-стариц со специфической для севера таежной зоны европейской части России водно-болотной растительностью. Пойма низовий р. Сев. Двины в окр. г. Архангельска — один из наиболее обширных по площади и давно освоенных участков (крупные поселения человека существовали здесь уже в XVIII—XIX вв.), где наблюдаются характерные для данного региона формы антропогенного воздействия (мелиорация, сенокосы, пастбища, деревни, шоссе, железная дорога, зоны рекреации и т. д.). В последние два-три десятилетия для осушения заболоченных участков в пойме проводится мелиорация. На осушенных территориях ведется земледелие с широким применением минеральных и органических удобрений, проложена сеть дорог, появились новые населенные пункты. Пойма стала менее обводненной, многие из ранее проточных озер, рукавов и проток стали изолированными. Часть мелких рек и ручьев совсем пересохла, заболоченные участки резко сократились по площади или совсем исчезли. Практически все озера и протоки обмелели и загрязнены удобрениями, стоками с животноводческих ферм, бытовым мусором, хозяйственными отходами. Ранее расположенные среди заливных лугов озера-старицы и водотоки теперь окружены полями, мелиоративными канавами, удобряемыми сеяными лугами, пастбищами. Часть из них вошла в черту жилых массивов крупных поселков. В результате чрезмерного поступления евтрофирующих веществ широко распространено «цветение воды».

Наиболее существенные изменения экологической обстановки произошли на территориях, прилегающих к озерам-старицам. Поэтому для познания закономерностей формирования состава и особенностей биотопического распределения макрофитов, скорости их расселения в очаге хозяйственного освоения важны результаты обследования именно таких биотопов, но с неодинаковой условной суммарной нагрузкой антропогенного воздействия. Озера с условно минимальной суммарной нагрузкой антропогенных факторов на обследованной территории не обнаружены. Встречаются только водоемы с условно средней (среди сеяных лугов, пастбищ, естественных сенокосов на сохранившихся участках пойменных лугов, в зонах рекреации, близ шоссе и железной дороги, небольших деревень; разного рода загрязнения незначительны) и максимальной (близ крупных деревень, среди удобряемых полей, у животноводческих ферм, на территории городских кварталов; сильное загрязнение водной среды стоками с огородов, хозяйственно-бытовым мусором, нефтепродуктами, удобрениями с полей с т. д.) нагрузками антропогенного воздействия.

Видовой состав и распределение макрофитов в пойменных экосистемах о-ва Заостров

Среди наиболее типичных для гидро- и гидатофитов местообитаний в зоне хозяйственного освоения обследованы заболоченные понижения в зарослях кустарников пойменных лугов, системы мелиоративных канав, придорожные канавы вдоль шоссе и ж.-д. ветки Исакогорка—Архангельск, участок протоки Исакогорка и озера-старицы.

З а б о л о ч е н н ы е   п о н и ж е н и я   н а   п о й м е н н ы х   л у г а х. Осушительной мелиорацией охвачена вся территория острова. Поэтому здесь стали редкими понижения рельефа с кочками из осок, щучки и водой между ними, с обрамлениями из кустарников. При еще сохраняющемся в начале лета избытке влаги развиваются амфибиотические растения: *Sparganium minimum* Wallr

S. hyperboreum Laest., *Alisma plantago-aquatica* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Alopecurus pratensis* L., *A. aequalis* Sobol., *Lemna minor* L., *L. trisulca* L., *Caltha palustris* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *R. palustris* (L.) Bess., *Callitriche hermaphroditica* L., *C. verna* L., *Cicuta virosa* L., *Sium latifolium* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. Доминируют калужница, жерушники, *A. aequalis* и зонтичные, разрастающиеся по периферии понижений (пояс 0.8—2.7 м шир.). Ряски, лягушечник и *Callitriche* встречаются только в воде, в углублениях между кочками.

Мелиоративные канавы. Состав и характер распределения макрофитов различны в мелиоративных канавах, расположенных среди осушенных незаболоченных участков поймы, занятых сеяными лугами, выгонами, пастбищами и сенокосами (уровень воды в них не ниже 0.2—1.5 м), и среди сырых заболоченных лугов, которые используются только для сенокоса (уровень воды в них не менее 1.8—2.0 м).

В наиболее глубоких мелиоративных канавах среди осушенных участков поймы на заиленных суглинках с обилием гниющих остатков отмершей прошлогодней растительности выявлен довольно обедненный комплекс из доминирующих *Potamogeton pectinatus* L., *P. berchtoldii* Fieb., *Elodea canadensis* Michx., *Stratoides aloides* L., *Hydrocharis morsus-ranae, Lemna minor, L. trisulca, Spirodella polyrhiza* L., *Rorippa amphibia, R. palustris, Myriophyllum spicatum* L. Они образуют сплошной покров на дне, а вся акватория занята плавающими *Stratoides aloides* и *Hydrocharis morsus-ranae.* Вдоль берегов тянутся заросли из *Sparganium erectum* L., *S. emersum* Rehm., *S. minimum, Oenanthe aquatica, Sium latifolium.* В мелиоративных канавах с песчано-глинистыми грунтами и галькой, кроме этих макрофитов, обычны *Potamogeton natans* L., *P. alpinus* Balb., *Ceratophyllum demersum* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Sparganium angustifolium* Michx. Они растут узкой полосой (0.2—0.5 м шир., 5—40 см гл.) вдоль берегов. Характерны незначительное развитие *Hydrocharis morsus-ranae, Elodea canadensis, Stratoides aloides, Utricularia vulgaris* L., формирование вдоль одного из берегов сплавин из рдестов, рясок, многокоренника, урути (участие *Elodea canadensis* и *Stratoides aloides* очень незначительное). На сплавинах поселяются *Sparganium erectum, Cicuta virosa, Oenanthe aquatica, Butomus umbellatus* L. В желобе канав (0.8—1.5 м гл.) на дне практически сплошной покров из *Potamogeton pectinatus, P. alpinus, Lemna trisulca, Myriophyllum verticillatum* с незначительной примесью *Elodea canadensis.*

В мелиоративных канавах на сырых заболоченных лугах наблюдаются иные состав и характер зарослей макрофитов, видимо, из-за избытка гуминовых кислот, обилия иловых толщ (мощностью до 0.5—0.8 м) и гниющих остатков отмершей растительности. Из-за сплошного покрова макрофитов на поверхности воды летом наблюдаются заморные явления, выделение газов со дна. Здесь обнаружены *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmt., *G. fluitans* (L.) R. Br., *Acorus calamus* L., *Lemna minor, L. trisulca, Myriophyllum spicatum, Menyanthes trifoliata* L., *Utricularia vulgaris* L., *U. minor* L., вместе с мхами образующие сплавины по поверхности воды, занимающие на участках 0.8—1.6 м гл. всю акваторию и водную толщу до дна. В более глубоких участках канав (1.5—2.3 м гл.) сплавины идут узкой полосой (0.2—0.5 м шир.) вдоль берегов; поверхность акваторий свободна от макрофитов. На дне лежит сплошной ковер из *Lemna trisulca, Myriophyllum spicatum*, мхов, сквозь него прорастают единичные экземпляры рдестов (*Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii*). В весенних мелководных разливах этих канав, покрывающих прибрежные участки лугов, среди осоки обильны *Potamogeton filiformis, P. compressus, Utricularia vulgaris.* Обедненный состав флоры макрофитов, вероятно, связан с заморными явлениями в летнее время, заболачиванием и неблагоприятным воздействием на гидро- и гидатофиты кислых вод (pH 5.8—6.7), которые ограничивают на Крайнем Севере распространение растений в водной среде (Вехов, 1987).

Придорожные канавы. Здесь выявлен самый бедный видовой состав макрофитов (не более 10—12 видов): *Equisetum palustre* L., *E. fluviatile* L., *Sparganium erectum, S. emersum, Acorus calamus, Hydrocharis morsus-ranae, Cicuta virosa, Oenanthe aquatica, Sium latifolium*; очень незначительно развиты *Lemna minor, Elodea canadensis, Stratoides aloides.* Видимо, такая бедная флора макрофитов — следствие специфических условий обитания в этих биотопах. Они неглубокие (0.1—0.5 м гл.), проточные и находятся под древесно-кустарниковым пологом (поверхность воды слабо освещена).

Озера-старицы с условно средней суммарной антропогенной нагрузкой. Такие озера-старицы на о-ве Заостров встречаются близ деревень Любовское и Новое Лукино, между северным массивом Бакарица и промзоной «Пирсы» и являются относительно небольшими водоемами (до 200—450 м дл., до 15—70 м шир., до 0.6—6.8 м гл.). Они еще сохранили свой естественный облик — первоначальную форму береговой линии, характер донных грунтов; мало изменился уровень воды. На суглинках с мощным наилком (ил 0.3—0.8 м толщ.) еще сохраняется *Nuphar lutea* (L.) Smith либо в виде небольших по площади (5—10×40—55 м) зарослей (у д. Любовское), либо в составе прибрежного пояса макрофитов (близ д. Новое Лукино). Состав и закономерности распределения макрофитов в озерах варьируют в зависимости от характера берегов (обрывистых или низких) и глубины в прибрежье. Так, в озере у д. Любовское, имеющем обрывистые берега и значительную глубину (более 1.3—1.8 м) в прибрежной части, вдоль уреза воды идет узкий пояс (0.8—2.3 м шир., 0.8—1.6 м гл.) из рдестов (*Potamogeton perfoliatus* L., *P. lucens, P. compressus, P. natans, P. pectinatus, P. berchtoldii, Lemna trisulca, Elodea canadensis, Ceratophyllum demersum, Myriophyllum verticillatum*). Плавающие на поверхности воды макрофиты распространены только в прибрежье; центральная часть озер не зарастает ими. Из придонных макрофитов на глубине более 2.0 м распространены часть рдестов (*Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii, P. compressus*), роголистник, уруть, элодея; на глубине до 4.5—5.0 м они образуют сплошной ковер на дне; на максимальных глубинах встречается преимущественно *Elodea canadensis.*

В озерах с низкими пологими берегами и мелководной прибрежной зоной, например в озере близ д. Новое Лукино, образуется мощный прибрежный пояс (10—30 м шир., 0.3—1.3 м гл.) из *Typha latifolia* L., в котором встречаются куртины *Sparganium erectum* (площадью от 2 до 40 $м^2$) с примесью *Equisetum fluviatile, E. palustre, Hydrocharis morsus-ranae, Lemna trisulca, Spirodella polyrhiza.* Дно центральной части акватории сплошь покрыто *Lemna trisulca* и *Hydrocharis morsus-ranae* с редкими куртинами *Elodea canadensis*, удаленными друг от друга на несколько метров, и рдестами (*Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii*).

При падении в озерах уровня воды в результате хозяйственного освоения (например, в озере между северным массивом Бакарица и промзоной «Пирсы») от крупных озер отшнуровалось несколько мелких водоемов (0.1—0.3 км дл., 0.01—0.2 км шир., 0.2—1.8 м гл.). В этих небольших озерках на песчано-глинистых с наилком и глинисто-илистых грунтах отмечены довольно редкие в зоне хозяйственного освоения виды: *Sparganium angustifolium, Ceratophyllum demersus*, а также обычные рдесты (*Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii*), *Lemna trisulca, L. minor, Alisma plantago-aquatica, Butomus umbellatus, Elodea canadensis, Stratoides aloides, Hydrocharis morsus-ranae, Oenanthe aquatica, Sium latifolium.* В одном из озерков обнаружен *Batrachium peltatum* (Schrank.) C. Presl. Доминирующие телорез, элодея, рдест гребенчатый, лягушечник и оба вида ряски сплошь покрывают все дно, между ними вкраплениями представлены куртины остальных макрофитов.

В крупных (основных) озерах, на дне узких мелководных (0.7—1.6 м гл.) заливов лежит слой (0.3—1.2 м толщ.) из плохо разложившихся остатков хвощей и телореза, а поверх него — сплошной ковер *Lemna trisulca.* Вся акватория

крупных озер, за исключением небольшого участка в центре, заполнена сплавинами из *Lemna minor, Stratoides aloides, Hydrocharis morsus-ranae.* Вдоль берега в полосе 3—10 м шир. от уреза воды на сплавине обильно разрастаются *Butomus umbellatus, Sium latifolium, Oenanthe aquatica, Cicuta virosa*, далее идет пояс (от 3—5 до 50—100 м шир.) уже без зонтичных. Основная часть озера глубоководная (0.5—5.5 м гл.), в ней выражен только прибрежный пояс (0.5—8.5 м шир., 0.2—1.8 м гл.) из *Equisetum fluviatile, E. palustre, Potamogeton perfoliatus, Alisma plantago-aquatica, Myriophyllum verticillatum, Ceratophyllum demersum* (на песчаных грунтах с наилком) или из *Lemna minor, L. trisulca, Elodea canadensis, Stratoides aloides, Hydrocharis morsus-ranae* (на глинистых с наилком грунтах и в заливах); глубже 2.0 м — сплошной покров из *Elodea canadensis* и *Lemna trisulca.*

Интересен результат изучения озера (0.3—0.4 км дл., 0.1—0.25 км шир., 5—7 м гл.), образовавшегося при поперечном пересечении участка протоки Исакогорки (у д. Новое Лукино и жилого массива Исакогорский Затон) насыпями шоссе и ж.-д. ветки. Полная изоляция озера произошла в 1970 г. В нем сформировались очень разнообразный состав макрофитов и три хорошо выраженных пояса растительности.

Первый пояс (комплекс береговых макрофитов; 0.3—2.5 м шир.) проходит вдоль уреза воды (зона заплесков и мелководья, 10—15 см гл.) по периметру озера, образован: в осушной части — *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb., *Alopecurus aequalis, Sagittaria sagittifolia* L., *Oenanthe aquatica*; на мелководьях — *Potamogeton natans, P. gramineus* var. *terristris* L., *Lemna minor, L. trisulca, Spirodella polyrhiza, Alisma plantago-aquatica, Hydrocharis morsus-ranae, Polygonum amphybium* L., *Myriophyllum verticillatum, Utricularia vulgaris.*

Второй пояс (комплекс прибрежной растительности; 0.3—3.5 м шир., 0.3—1.6 м гл.) формируется из ежеголовников (*Sparganium erectum, S. emersum, S. minimum*), рдестов (*Potamogeton natans, P. pectinatus, P. berchtoldii, P. gramineus* var. *graminifolius* L., *P. compressus, P. alpinus*), рясок (*Lemna minor, L. trisulca*), *Sagittaria sagittifolia, Hydrocharis morsus-ranae, Elodea canadensis, Myriophyllum spicatum.* Доминирующие здесь ежеголовники, рдесты, элодея и *L. trisulca* разрастаются по дну и образуют покров, занимающий практически всю поверхность грунтов; встречаются также единичные растения *Potamogeton lucens* L., *P. pectinatus* и *Spirodella polyrhiza.*

Третий пояс (более 2—2.5 м гл.) формируют только погруженные и прикрепленные макрофиты — рдесты (кроме *Potamogeton natans, P. gramineus* s. l. L.), лягушечник, ряска трехдольная, уруть, элодея; ими заняты все глубины, за исключением максимальных (более 4.8—5.2 м гл.). С учетом того, что на незарегулированном участке протоки Исакогорки поясов растительности нет из-за заметного влияния сгонно-нагонных и речных течений и ежегодного переотложения грунтов, а видовой состав намного беднее (распространены в основном одни рдесты), результаты обследования этого озера могут быть использованы как наглядная иллюстрация при обсуждении вопроса о скоростях заселения местообитаний в очаге освоения и образования в водоеме разных экологических группировок.

Озера-старицы с условно максимальной суммарной нагрузкой антропогенных факторов. Эти озера могут рассматриваться как пример для характеристики крайней стадии деградации флоры макрофитов таких местообитаний. Подобные озера-старицы (0.3—0.6 км дл., 10—70 м шир., 0.4—6.5 м гл.) расположены на территории жилых массивов Бакарица (близ ж.-д. ст. Бакарица и у Исакогорского парка) и Исакогорский Затон (близ деревень Мелехово, Окулово, кварталов Озерная, Судостроителей). В них оказался самый бедный видовой состав макрофитов по сравнению с видовым составом других обследованных озер-стариц в очаге хозяйственного освоения — всего 13 видов

(*Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii, Lemna minor, L. trisulca, Spirodella polyrhiza, Stratoides aloides, Elodea canadensis, Hydrocharis morsus-ranae, Calla palustris* L., *Nuphar lutea, Menyanthes trifoliata, Utricularia vulgaris, Ceratophyllum demersum*). Доминируют *Stratoides aloides, Lemna minor, L. trisulca, Elodea canadensis, Hydrocharis morsus-ranae*, заполняющих всю поверхность и дно. Остальные виды являются очень редкими, они представлены либо в виде отдельных экземпляров, находящихся в крайне угнетенном состоянии (*Potamogeton pectinatus, P. berchtoldii* — в озере близ д. Окулово и квартала Озерная), либо в виде куртин площадью по 10—15 м^2 вне зарослей *Stratoides aloides* в прибрежье и на мелководьях (*Nuphar lutea* — в озере близ квартала Судостроителей). Из других редких видов только в прибрежье сохранились заросли *Menyanthes trifoliata* и *Calla palustris*; эти макрофиты вместе с *Stratoides aloides* и *Hydrocharis morsus-ranae* образовали сплавины вдоль берегов (в озере близ ст. Бакарица, среди кварталов жилых домов). Здесь же в прибрежье среди *Hydrocharis morsus-ranae, Elodea canadensis* и *Stratoides aloides* обнаружены *Ceratophyllum demersum* и *Utricularia vulgaris*.

Другим примером крайней степени деградации озер-стариц в очаге хозяйственного освоения на о-ве Заостров является водоем (0.35—0.4 км дл., 50—150 м шир., 0.8—3.5 м гл.) у животноводческой фермы близ шоссе, между д. Любовское и промзоной «Пирсы». Сюда поступают стоки с фермы, по берегам производится выпас и сосредоточены косимые луга. Обнаружено всего 8 видов макрофитов (*Equisetum fluviatile, Lemna minor, L. trisulca, Spirodella polyrhiza, Stratoides aloides, Hydrocharis morsus-ranae, Ceratophyllum demersum, Oenanthe aquatica*). Вдоль берега идет пояс (5—10 м шир., 0.2—1.5 м гл.) из доминирующих *Stratoides aloides, Hydrocharis morsus-ranae, Equisetum palustre* с примесью рясок и *Oenanthe aquatica*; на дне — густые заросли из роголистника и лягушечника. Акватория за пределами этого пояса затянута *Lemna minor, Hydrocharis morsus-ranae, Stratoides aloides*; на дне — покров из *Lemna trisulca* и *Hydrocharis morsus-ranae*.

Реакция макрофитов на изменение экологической обстановки в пойменных ландшафтах в результате антропогенного воздействия

В водных экосистемах очага освоения в результате изменения экологической обстановки сформировался комплекс гидро- и гидатофитов из 8 наиболее массовых и заселяющих практически все типы биотопов видов (*Hydrocharis morsus-ranae, Stratoides aloides, Elodea canadensis, Lemna minor, L. trisulca, Spirodella polyrhiza, Potamogeton pectinatus. P. berchtoldii*). Эти плюризональные виды обычны и доминируют в очагах освоения в разных природно-климатических зонах Евразии. Видимо, антропогенное евтрофирование в низовьях р. Сев. Двины явилось основной причиной вспышки развития таких макрофитов в пойме о-ва Заостров. Доминирование этих видов, подчиненное положение других высших водных растений и сходная степень зарастания ими акваторий выявлены в подверженных антропогенному воздействию озерах таежной зоны Скандинавии (Ilmavirta, Toivonen, 1986; Toivonen, 1989; Toivonen, Bäck, 1989; Toivonen, Nybom, 1989).

Результатом широкомасштабной мелиорации и резкого сокращения площадей заболоченных понижений явилась практически полная деградация в очаге хозяйственного освоения ассоциаций с доминированием амфибиотических растений (*Calla palustris, Oenanthe aquatica, Sium latifolium, Equisetum palustre, Lemna minor, L. trisulca, Hippuris vulgaris* L., *Rorippa palustre, R. amphibia*), которые были широко распространены здесь ранее (Бекетов, 1884; Кузнецов, 1888; Шенников, Кондратьева, 1933; Перфильев, 1934, 1936).

Практически все обнаруженные макрофиты еще выдерживают условно средний суммарный уровень антропогенного воздействия на экосистемы озер-стариц. Кроме 8 макрофитов, отмечаемых повсеместно в очаге хозяйственного

освоения, сохраняются отдельные виды рдестов, все ежеголовники, роголистник, уруть и пузырчатка. Характер биотопического распределения и состав поясов растительности в пределах водоема частично отражают зональные особенности, свойственные этим видам в северной тайге (Постовалова, 1969; Семин, Фрейндлинг, 1988). Видимо, наиболее чувствительны даже к минимальному антропогенному воздействию шелковники и *Nuphar lutea.* Виды рода *Batrachium*, вероятно, вытесняются более агрессивной *Elodea canadensis*, сильно разрастающейся из-за прогрессирующей антропогенной евтрофикации и занимающей практически все дно, а кубышка в зонах рекреации уничтожается отдыхающими, собирающими ее просто как красиво цветущее декоративное растение.

Резкое возрастание суммарного антропогенного воздействия на водные экосистемы поймы при формировании очага хозяйственного освоения приводит к значительному обеднению состава макрофитов из-за выпадения многих гидро- и гидатофитов. Это явление отмечено в сильно загрязненных хозяйственно-бытовым мусором и отходами озерах на территории жилых массивов и в водоемах близ крупных деревень и животноводческих ферм, откуда в них поступают стоки с обилием биогенных веществ. В результате полностью нарушаются зональные черты флоры и характер биотопического распределения макрофитов (все пояса представлены одними и теми же видами); озера с условно суммарной нагрузкой антропогенных факторов в очаге хозяйственного освоения на о-ве Заостров ничем не отличаются от таковых в более южных регионах России, Украины и Западной Европы (Köch, 1981; Wiegleb, 1981; Васфилова, 1984; Ozimek, Kowalczewski, 1984; Мельник, 1986).

Сравнение наших данных с ранее опубликованными (Постовалова, 1966, 1969; Потокина, 1985) позволяет проследить за скоростью и началом периода расселения по биотопам в окр. г. Архангельска этих агрессивных макрофитов. В частности, первые растения *Elodea canadensis* в зоне хозяйственного освоения на о-ве Заостров были обнаружены в 1948 г. в одной из речек на территории жилого массива Бакарица. Через 41 год (в 1989 г.) нами на этом же острове была обнаружена *E. canadensis* в комплексе с другими аналогичными макрофитами; элодея заселила все водные экосистемы, даже стала встречаться в водоемах и водотоках, еще сохранивших естественное состояние или частично испытывающих антропогенное воздействие. О скорости заселения макрофитами новых биотопов могут свидетельствовать результаты обследования озера, сформировавшегося в 1970 г. на участке протоки Исакогорки и существующего около 20 лет (см. выше). В течение этого времени сформировались характерные для очага хозяйственного освоения, богатые по составу (более 20 видов) и обилию заросли гидро- и гидатофитов, поясность в распределении которых хорошо выражена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекетов А. Р. Об архангельской флоре // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспыт. 1884. Т. 16. № 2. С. 523—548. — *Васфилова Е. С.* Об антропогенных воздействиях на высшие водные растения (на примере сем. Кувшинковых) // Экологические аспекты оптимизации техногенных ландшафтов. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1984. С. 47—53. — *Вехов Н. В.* Высшие водные и околоводные растения севера и северо-востока европейской части СССР // Флора севера и растительные ресурсы европейской части СССР. Тез. докл. науч. сессии, посвященной 50-летию издания книги И. А. Перфильева «Флора Северного края». Архангельск, 1987. С. 14—17. — *Кузнецов Н. И.* Исследования флоры Шенкурского и Холмогорского уездов Архангельской губернии // Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспыт. 1888. Т. 19. № 1. С. 81—112. — *Мельник С. П.* Экологические ряды макрофитов Шацких озер в условиях интенсивной рекреации // Вестн. Львовск. гос. ун-та. Сер. геол. 1986. № 9. С. 49—51. — *Перфильев И. А.* Флора Северного края. Архангельск: Севкрайгиз, 1934, 1936. Т. 1, 2. — *Постовалова Г. Г.* О нахождении *Elodea canadensis* Michx. в Архангельской области // Бот. журн. 1966. Т. 51. № 3. С. 408—409. — *Постовалова Г. Г.* К познанию высших водных

растений долины р. Вычегды // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Биология. 1987. Вып. 1. С. 66—73. — *Постовалова Г. Г.* О распространении высших водных растений в пределах северо-востока европейской части СССР // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. С. 84—119. — *Постовалова Г. Г.* Вопросы охраны водоемов и редких видов высших водных растений на северо-западе РСФСР // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Биология. 1984. Вып. 4. № 21. С. 43—48. — *Потокина Е. К.* О распространении некоторых видов высших водных растений на севере европейской части СССР // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. Биология. 1985. Вып. 4. № 24. С. 90—103. — *Семин В. А., Фрейндлинг А. В.* Макрофиты и их место в системе экологического мониторинга // Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем. Тр. советско-французского симп. Астрахань. 9—12 сентября 1985 г. Л.: Гидрометеоиздат, 1988. С. 95—104. — *Флора* европейской части СССР. Л.: Наука, 1974—1987. Т. 1—6. — *Флора* северо-востока европейской части СССР / Под ред. А. И. Толмачева. Л.: Наука, 1974—1977. Т. 1—4. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шенников А. П., Кондратьева Е. А.* Пастбища Холмогорского района (Изменение растительности лугов под влиянием пастьбы скота) // Геоботаника. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. Вып. 1. С. 99—178. — *Ilmavirta V., Toivonen H.* Comparative studies on macrophytes and phytoplankton in ten small, brown-water lakes of different trophic status // Aqua Fenn. 1986. Vol. 16. N 2. P. 125—142. — *Köch U.-V.* Fliessgewasser Makrophyten als Bioindikatoren der Wasserqualitat des Fleth-Bachs (Dubener-Heide) // Limnologica (Berlin). 1981. Bd 13. H. 2. S. 501—510. — *Ozimek T., Kowalczewski A.* Long-term changes of the submerged macrophytes in eutrophic lake Mikolajskie (North Poland) // Aquat. Botany. 1984. Vol. 19. P. 1—11. — *Toivonen H.* Changes in the pleustic macrophytes flora of 54 small Finnish lakes in 30 years // Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 22. P. 37—44. — *Toivonen H., Bäck S.* Changes in aquatic vegetation of small eutrophicated and lowered lake (Southern Finland) // Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 26. P. 27—38. — *Toivonen H., Nybom C.* Aquatic vegetation and its recent succession in the waterfowl wetland Koijarvi // Ann. Bot. Fenn. 1989. Vol. 26. P. 1—14. — *Wiegleb G.* Struktur, Verbreitung und Bewertung von Makrophyterngesellschaften niedderchsischer Fliessgewasser // Limnologica (Berlin). 1981. Bd 13. H. 2. S. 427—448.

Институт охраны природы и заповедного дела
Знаменское—Садки, Москва

Получено 31 III 1992

УДК 581.9(571.651) : 582.623.2

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

А. Е. Катенин

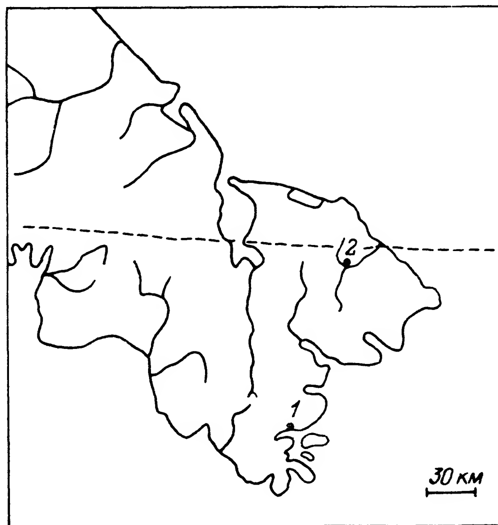
ВТОРАЯ НАХОДКА *POPULUS BALSAMIFERA* (*SALICACEAE*) НА ВОСТОКЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

A. E. KATENIN. THE SECOND RECORD OF *POPULUS BALSAMIFERA* (*SALICACEAE*) IN THE EASTERN PART OF CHUKOTKA PENINSULA

Характеризуются условия произрастания тополя бальзамического, обнаруженного в среднем течении р. Чегитун на северо-востоке Чукотского п-ова, на 200 км севернее места первой находки этого вида на Чукотке. Сравниваются состав и строение тополевого кустарникового сообщества, окружающих его фитоценозов и куртинного сообщества тополя, найденного на юго-востоке Чукотского п-ова. Развитие у тополя бальзамического на Чукотке форм роста прямостоячего (1.5 м выс.) и стланикового (0.4 м выс.) кустарника объясняется неблагоприятными условиями его существования в зимний период. Тополь бальзамический на Чукотке образует густое кустарниковое и куртинное стланиковое сообщества, которые являются серийными фитоценозами, задержанными в своем развитии на неопределенно долгий срок неблагоприятными условиями среды.

В 1978 г. на юго-востоке Чукотского п-ова мной была найдена популяция тополя бальзамического *Populus balsamifera* L., американского вида, ранее не известного в естественной обстановке на Евразиатском континенте (Катенин, 1980; Юрцев, Катенин, 1984). Летом 1982 г. на северо-востоке Чукотского п-ова в бассейне р. Чегитун мной было установлено второе место произрастания *P. balsamifera*, расположенное на 200 км севернее первого. О второй находке по моему сообщению были опубликованы сведения в «Красной книге РСФСР»

(Юрцев, 1988). В обоих пунктах *P. balsamifera* произрастает в вегетативном состоянии. Расстояние между этими пунктами достаточно большое, чтобы говорить о независимости этих 2 популяций и о возможности их самостоятельных связей с основным ареалом этого вида на Аляске (см. рисунок).



Места находок *Populus balsamifera* на Чукотском п-ове.

1 — северный берег бухты Пенкигней в районе устья р. Песцовой; *2* — левый берег р. Гэчмымкен, на 1 км выше места впадения ее в р. Чегитун.

Условия произрастания *P. balsamifera*, его форма роста и тип образуемых им сообществ в обоих пунктах сильно различаются, поэтому целесообразно охарактеризовать место и условия произрастания *P. balsamifera* на северо-востоке Чукотского п-ова и сравнить их с таковыми на юго-востоке полуострова.

Новое место произрастания *P. balsamifera* на Чукотке расположено на левом берегу р. Гэчмымкен, левого притока р. Чегитун, в 1 км к северу от места слияния этих двух рек. Район находки, охватывающий бассейны рек Чегитун и Гэчмымкен, имеет вид котловины размером 40×60 км в поперечнике, с сильно расчлененным низкогорьем высотой 300—400 м над ур. м. При высоте уреза воды в реках 50—140 м горы возвышаются над долинами в среднем на 200—300 м. Низкогорья в пределах котловины сложены главным образом палеозойскими карбонатными породами. Котловину окружают более высокие горы (500—900 м над ур. м.), сложенные породами кислого состава.

В котловине, защищенной со всех сторон от влияния моря, образуется микроклимат, [1] способствующий формированию здесь растительности южнотундрового типа. Остров южнотундровой кальцефитной растительности отделен растительностью гольцового пояса гор от северных гипоарктических тундр, расположенных на равнинах к северу, югу и западу от этих гор.

Чегитунская котловина располагается в пределах Крайне-Восточного округа Берингийскочукотской подпровинции Чукотской флористической провинции (Юрцев, 1974). Для этого округа характерно присутствие особенно большого количества аляскинских видов, не идущих далее на запад.

---

[1] Сведения о климате Чегитунской котловины отсутствуют. Ближайшие метеорологические станции (пос. Уэлен и мыс Нэттен, около пос. Энурмино) характеризуют климат узкой полосы побережья океана.

Вся природная обстановка Чегитунской котловины способствует формированию здесь богатой и самобытной флоры и растительности.

Тополь бальзамический встречен в Чегитунской котловине в одном месте на склоне цокольной террасы, перекрытой делювием и моренными отложениями и являющейся продолжением известковых гор Иссэтэн. Уступ террасы высотой 30—40 м и длиной около 1 км имеет форму дуги, открытой на юго-запад. Уступ расчленен ложбинами стока на асимметричные бугры со склонами, покрытыми мелкоземом и наклоненными под углом 25—40° к надпойменной террасе. В верхней части западного склона одного из таких бугров расположено сообщество тополя бальзамического. Оно имеет серповидную форму и простирается поперек склона на 25 м и вниз по склону на 20 м.

Сообщества на склоне асимметричного бугра сменяют друг друга вниз по склону в следующем порядке. *1*. Ивовое злаково-разнотравное мохово-лишайниково-мертвопокровное (**Salix brachycarpa subsp. niphoclada+S. glauca—Calamagrostis purpurascens+Solidago compacta+Equisetum variegatum—Thuidium abietinum+Peltigera sp.**), описание (далее оп.) 197. *2*. Кустарниково-тополевое травяное мертвопокровное (**Populus balsamifera—Salix glauca+Pentaphylloides fruticosa—Festuca altaica+Poa arctica+Artemisia arctica+Galium boreale**), оп. 196. *3*. Голубичное разнотравно-лишайниковое с ивой (**Vaccinium uliginosum subsp. microphyllum—Salix glauca—Solidago compacta—Cetraria islandica+Peltigera sp.**), оп. 198. *4*. Ивовое куртинное кустарничково-разнотравное мертвопокровное (**Salix lanata subsp. richardsonii—Vaccinium uliginosum subsp. microphyllum+Salix reticulata—Festuca altaica+Carex podocarpa+Solidago compacta+Rubus arcticus**), оп. 199. Описание строения и состава этих сообществ приведено в табл. 1 (*1—4*). Здесь же приведены данные о сообществе *5* — тополевом куртинном разнотравно-лишайниковом (Populus balsamifera—Oxytropis leucantha+Artemisia glomerata+Saxifraga firma—Lichens), оп. 203, описанном в южном пункте в 1978 г.

Анализ экологических характеристик сосудистых растений сообществ, слагающих топографический ряд на склоне (табл. 2), показал, что они не составляют единого экологического ряда (Катенин, 1991). Первые 3 сообщества составляют экологический ряд и хионогенную фитокатену, связанные с усилением заснеженности вниз по склону от умеренно заснеженного ксеро-мезофитного сообщества *1* к сильно заснеженному хионофитному сообществу *3*. Сообщества *3* и *4* составляют короткий двучленный ряд мезофилизации (ослабления заснеженности, улучшения дренированности и усиления участия в сложении сообществ мезофильного разнотравья) — от хионофитного кустарничкового сообщества к хионо-мезофитному куртинному ивняку с луговинными полянами.

Только в сообществе тополя на склоне террасы встречены *Betula exilis, Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Festuca rubra* subsp. *arctica, Stellaria ciliatosepala* и мох *Tortula ruralis*. Первые 2 вида являются гипоарктическими оксиломезофитами, характерными для равнинных некальцефитных тундр Чукотки. Из этого анализа можно сделать заключение, что сообщество тополя бальзамического приурочено к местообитанию с наиболее благоприятным сочетанием условий заснеженности и дренированности на этом склоне.

P. balsamifera в сообществе имеет облик низкого прямостоячего кустарника (Дервиз-Соколова, 1982), у которого от одного стволика (15—20 см выс., 5 см в диам. у поверхности грунта) отходят плетевидные восходящие побеги. Подсчет количества годичных колец на спиле показал, что возраст отдельных отмерших побегов достигает 30 лет. К 27 VIII прирост побегов за прошедшую часть вегетационного периода колебался от 10 до 20 см, прирост некоторых побегов за весь вегетационный период прошлого года достигал 17 см.

В результате обследования нескольких особей *P. balsamifera* мы пришли к выводу, что вертикальные побеги его растут примерно в течение 30 лет до высоты 150 см, а затем отмирают почти до самой земли. После этого из спящих почек на стволике начинает расти новый побег. Процесс отмирания вертикальных

ТАБЛИЦА 1

Характеристика сложения и состава тополевых и соседних с ними фитоценозов

Виды	Фитохионотип	Сообщества				
		1	*2**	*3*	*4*	*5**
Покрытие, %:						
растительности		100	80	90	100	50
незаросшего субстрата		—	20	10	—	50
ветоши		20	30	20	10	10
опада		50	30	30	40	10
Ярусы (покрытие, %; высота, см):						
1-й, кустарниковый		—	40; 120—150	—	30; 130—150	—
2-й, кустарниковый		80; 30—50	70; 40—60	40; 30—70	20; 30—70	30; 30—40
3-й, травяно-кустарничковый		5; 10—20	30; 15—20	70; 15—20	30; 15—20	—
4-й, травяной		15; 5	—	20; 3—10	50; 3—10	50; 3—5
5-й, напочвенный		70	50	70	50	50
Кустарники (покрытие, %)		80	90	30	50	30
Populus balsamifera	ХН	—	cop_3, 70	—	—	cop_1, 30
Betula exilis	ОМ	—	rar, +	—	—	—
Pentaphylloides fruticosa	ГХФИ	—	sp, 5	rar, +	sp, 5	—
Salix glauca	ГХФО	cop_2, 30	cop_1, 10	cop_2, 25	—	un, +
S. hastata	ГХФИ	—	sol, +	sol, +	sp, 5	—
S. brachycarpa subsp. *niphoclada*	ГХФО	cop_3, 50	sol, +	—	—	—
S. lanata subsp. *richardsonii*	ХН	—	—	—	cop_2, 40	—
Кустарнички (покрытие, %)		—	10	70	25	+
Arctous erythrocarpa	ГХФИ	—	sol, +	cop_2, 20	sp, +	—
Cassiope tetragona	ХФИ	—	—	cop_1, 10	rar, +	—
Empetrum subholarcticum	ГХФИ	—	—	sp, +	rar, +	—
Salix reticulata	ХФИ	—	—	sol, +	cop_1, 10	—
Vaccinium uliginosum	ГХФИ	—	sp, 5	cop_3, 40	cop_1, 10	—
V. vitis-idaea	ОМ	—	rar, +	—	—	—
Dryas ajanensis	ХФО	—	—	—	—	sol, +
Злаки (покрытие, %)		10	10	5	15	5
Festuca altaica	ГХФИ	rar, +	sp, 5	sol, +	cop_1, 10	—
F. rubra subsp. *arctica*	ГХФО	—	rar, +	—	—	—
F. rubra subsp. *rubra*	ГХФО	—	—	sol, +	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	Фитохионотип	Сообщества				
		1	*2**	*3*	*4*	*5**
Poa arctica	ОМ	—	sp, 5	rar, +	rar, +	—
P. glauca	ХФО	sol, +	—	—	—	sol, +
P. malacantha	ГХФО	rar, +	—	—	—	—
Bromus arcticus	ГХФО	rar, +	sol, +	rar, +	—	—
Roegneria villosa	ГХФО	sol, +	rar, +	—	—	—
Calamagrostis purpurascens	ГХФО	sp, 5	—	—	—	sol, +
Arctagrostis arundinacea	ХН	—	—	rar, +	sol, +	—
Trisetum spicatum	ХФИ	rar, +	rar, +	—	sol, +	—
Осоковидные (покрытие, %)		+	—	+	15	—
Kobresia myosuroides	ОМ	rar, +	—	rar, +	—	—
Carex scirpoidea	ГХФИ	—	—	sol, +	—	—
C. podocarpa	ХФИ	—	—	sol, +	—	—
Разнотравье (покрытие, %)		15	30	15	40	40
Solidago compacta	ХН	sp, 5	sp, 5	sp, 5	cop_1, 10	sol, +
Equisetum arvense	ОМ	—	sol, +	—	rar, +	—
E. variegatum	ГХФИ	cop_1, 5	sol, +	sol, +	sol, +	—
Chamerion latifolium	ХН	—	—	—	sol, +	—
C. angustifolium	ХН	rar, +	sp, 5	—	—	—
Galium boreale	ХН	rar, +	cop_1, 5	—	sp, 5	—
Artemisia arctica	ГХФИ	—	cop_1, 10	sp, +	sp, 5	—
Stellaria ciliatosepala	ХН	—	rar, +	—	—	—
Pyrola rotundifolia	ХН	—	rar, +	sol, +	—	—
Cnidium cnidifolium	ГХФО	sol, +	rar, +	—	—	—
Myosotis asiatica	ГХФИ	sol, +	—	—	—	—
Potentilla villosula	ХФО	rar, +	—	—	—	—
Hedysarum hedysaroides	ХН	—	—	sol, +	rar, +	—
Valeriana capitata	ХН	—	—	sol, +	sol, +	—
Gentiana propinqua	ХН	—	—	sol, +	rar, +	—
Polygonum tripterocarpum	ОМ	—	—	rar, +	sol, +	—
Saxifraga hieracifolia	ГХФИ	—	—	rar, +	—	—
Arnica frigida	ХН	—	—	rar, +	—	—
Senecio resedifolius	ГХФО	—	—	rar, +	—	—
Pedicularis capitata	ГХФО	—	—	sol, +	—	—
Parnassia palustris	ГХФИ	—	—	rar, +	—	—

Виды	Фитохионотип	Сообщества				
		1	*2**	*3*	*4*	*5**
Rubus arcticus	ХН	—	—	—	cop_2, 15	—
Artemisia tilesii	ХН	—	—	—	sol, +	—
Saxifraga nelsoniana	ХН	—	—	—	rar, +	—
Aconitum delphinifolium	ХН	—	—	—	sol, +	—
Delphinium chamissonis	ХН	—	—	—	rar, +	—
Nardosmia frigida	ОМ	—	—	—	rar, +	—
Eritrichium villosum	ГХФИ	—	—	—	rar, +	—
Arabis septentrionalis	ГХФО	—	—	—	rar, +	—
Oxytropis leucantha	ГХФО	—	—	—	—	cop_1, 10
Artemisia glomerata	ХФО	—	—	—	—	cop_1, 10
Saxifraga firma	ГХФО	—	—	—	—	cop_1, 10
Antennaria friesiana	ГХФО	—	—	—	—	sol, +
Saxifraga nivalis	ГХФО	—	—	—	—	sp, +
Potentilla nivea subsp. *mischkinii*	ХФО	—	—	—	—	sp, +
Polemonium boreale	ГХФО	—	—	—	—	sol, +
Saxifraga eschscholtzii	ХФО	—	—	—	—	rar, +
Draba nivalis	ГХФО	—	—	—	—	rar, +
Мхи (покрытие, %)		5	5	5	10	—
Thuidium abietinum		sp, 5	rar, +	sol, +	sp, 5	—
Rhytidium rugosum		rar, +	—	rar, +	—	—
Tortula ruralis		—	rar, +	—	—	—
Bryum sp.		—	sol, +	—	sol, +	—
Brachythecium sp.		—	—	rar, +	sp, 5	—
Лишайники (покрытие, %)		10	10	30	+	40
Cetraria islandica		—	sol, +	cop_1, 10	sol, +	sol, +
Masonchalea richardsonii		—	sol, +	sol, +	—	—
Peltigera sp.		sp, 5	sol, +	sp, 5	—	—
P. malacea		—	—	—	—	sp, 5
Stereocaulon sp.		—	—	rar, +	—	—
S. alpinum		—	—	—	—	sp, 5
Cetraria laevigata		—	—	—	—	rar, +
Cladonia pyxidata		—	—	—	—	rar, +
Лишайники накипные		5	5	˙10	+	20

Примечание. Виды в списке расположены в порядке убывания обилия в пределах биологической группы. Для каждого вида приведены обилие по Друдэ и покрытие в %. «+» — покрытие менее 5%. Фитохионотипы: ХН — хиононейтралы, ГХФИ — гемихионофилы, ХФИ — хионофилы, ГХФО — гемихионофобы, ХФО — хионофобы, ОМ — оксиломезофилы, хиононейтралы. Звездочкой здесь и в табл. 2 отмечены сообщества с участием *P. balsamifera*.

ТАБЛИЦА 2

Соотношение экологических групп видов сосудистых растений в тополевых и соседних с ними фитоценозах

Фитохионотип	Сообщества				
	1	*2**	*3*	*4*	*5**
Хионофобы и гемихионофобы	9; 52	6; 25	5; 18	1; 3	13; 87
Хиононейтралы	4; 24	10; 42	9; 32	16; 52	2; 13
Хионофилы и гемихионофилы	4; 24	8; 33	14; 50	14; 45	—
Всего видов	17	24	28	31	15

Примечание. Первая цифра — число видов, вторая — % от общего числа видов в сообществе.

побегов и замещения их новыми на одном стволике повторяется 3—4 раза за время жизни особи, примерный возраст которой может достигать 100—120 лет. В результате на довольно толстом и невысоком стволике можно одновременно видеть пенек наиболее старого обломанного побега, а также несколько отмерших и живых побегов.

В сообществе тополя бальзамического выражены 4 яруса. 1-й, кустарниковый (тополевый), ярус (120—150 см выс., сомкнутость 40%) сложен приподнимающимися побегами тополя. В сложении 2-го, кустарникового, яруса (40—60 см выс., 70% покрытия) принимают участие низкие побеги тополя, а также кустарники *Pentaphylloides fruticosa, Salix glauca*, высокие злаки и разнотравье. 3-й, кустарничково-травяной, ярус (15—20 см выс., 30% покрытия) выражен плохо и сложен кустарничками и низкими травами. 4-й, напочвенный, ярус (покрытие 60%) сложен мхами, лишайниками и обильным опадом. Около 20% площади занимает лишенный растительности мелкозем, выброшенный из нор сусликами.

В этом растительном сообществе слабо заметна неоднородность горизонтального сложения. Кустарники расположены по краям сообщества и в больших промежутках между особями тополя. Кустарнички тоже более обильны по краям сообщества. Разреженный травостой приурочен к выгребам сусликов, в нем обильны *Poa arctica, Chamerion angustifolium*. В целом вертикальная и горизонтальная структура сообщества тополя очень сходна со структурой густого кустарникового сообщества, образованного низкими прямостоячими ивами.

Сравним типы местообитаний, формы роста и типы сообществ в северном (р. Гэчмымкен) и южном (бухта Пенкигней) пунктах на Чукотском п-ове. В северном пункте обнаружено одно сообщество тополя на задерненном мелкоземистом склоне цокольной террасы, подстилаемой известняками, к пойме реки. Сообщество тополя окружено со всех сторон кустарниковыми ивовыми или кустарничковыми и травяными сообществами с большим количеством ив. Кустарниковое сообщество тополя занимает закономерное место в хионогенном экологическом ряду сообществ, свойственных этому району Чукотки. Оно является наиболее оксило-мезофитным в экологическом ряду, а набор кустарничков и трав в нем имеет наиболее равнинно-тундровый некальцефитный характер. Тополь в виде прямостоячего низкого кустарника участвует в образовании 2 верхних ярусов, причем нижний из них сложен тополем вместе с 2 видами кустарников. В результате большой сомкнутости верхних ярусов и сильного затенения травяно-кустарничковый и моховой ярусы угнетены и имеют малое покрытие.

В южном пункте сообщества тополя найдены в трех близко расположенных местах на южном склоне хребта на высоте 300—400 м над ур. м. в гольцовом поясе гор (Катенин, 1980). Эти сообщества размещаются на каменных осыпях,

подстилаемых близко расположенной скальной породой, около небольших останцов или под стеной высоких останцов, где движение осыпи замедлено.

В сообществе тополя бальзамического, описанном в южном пункте (оп. 203; табл. 1, *5*), 11 особей этого вида, имеющих форму роста стланикового кустарника (Дервиз-Соколова, 1982), сгруппированы в 4 куртины из 2—3 особей. Расстояние между особями в куртине 30—50 см, а между куртинами — 150—200 см. Особи тополя достигают 20—30×30—50 см в поперечнике и 30—40 см выс. В пределах куртин особи связаны вегетативно, а связь между куртинами нами не установлена. Стволики тополя 3—7 см в диам. стелются над щебнем и в его верхнем слое.

Среди расположенных на южном склоне хребта слабо сомкнутых сообществ и группировок куртинное сообщество тополя бальзамического является наиболее богатым и сомкнутым. Эти сообщества имеют комплексное сложение и состоят из микрогруппировок 2 типов. В пределах микрогруппировок тополя, составляющих 30% площади сообщества, отсутствуют виды, которые можно рассматривать в качестве спутников доминирующего вида. Травяно-лишайниковая микрогруппировка, образующая фон этого сообщества, похожа на самостоятельные сообщества, расположенные рядом на этом склоне. Здесь же встречены еще более разреженные куртинные тополевые группировки без трав и лишайников в промежутках между куртинами тополя. Таким образом, сообщества тополя бальзамического на осыпных склонах можно рассматривать как объединение 2 более примитивных группировок, встречающихся на этих склонах, — тополевой куртинной и травяно-лишайниковой.

В сравниваемых тополевых сообществах из северного и южного пунктов имеется всего 5 общих видов сосудистых растений (табл. 1), что составляет 21% от числа видов сообщества тополя бальзамического из северного пункта и 33% от числа видов сообщества из южного пункта. Сосудистые растения тополевого сообщества из южного пункта относятся главным образом к хионофобам в широком смысле слова (собственно хионофобы составляют 33%, а гемихионофобы — 54%), хиононейтралы составляют только 13%, хионофилов нет совсем (табл. 2). Это растительное сообщество, приуроченное к осыпным склонам, можно охарактеризовать как ксеропетрофитное.

В сообществе тополя бальзамического из северного пункта 33% сосудистых растений относятся к хионофилам, 42% — к хиононейтралам и только 25% — к гемихионофобам.

Рассмотрение условий произрастания и форм роста *P. balsamifera* на Чукотке показало, что тополь — очень пластичное растение с довольно широкой экологической амплитудой. На Чукотке он, по-видимому, нигде не образует характерную для него на Аляске форму роста дерева и не встречается в наиболее свойственных ему там местообитаниях — в поймах рек. Вполне возможно, что и на Аляске на вертикальном и северном пределах своего распространения тополь бальзамический имеет форму роста прямостоячего или стланикового кустарника и образует сообщества, подобные чукотским.

Кустарниковая форма роста *P. balsamifera* на Чукотке вызвана суровыми условиями его существования в зимний период. При ежегодных приростах тополя в высоту на 10—20 см в обоих пунктах на Чукотке его взрослые особи имели высоту 0.4 в южном и 1.5 м в северном пунктах, что определяется толщиной слоя снега зимой в этих местообитаниях. Т. Г. Полозова (личное сообщение) охарактеризовала ситуацию с *P. balsamifera* на Чукотке так: тополь — растение древесной жизненной формы, образующее 2 формы роста, конвергентные 2 жизненным формам — прямостоячих кустарников и стланиковых кустарников. Формы роста *P. balsamifera* на Чукотке являются различными этапами реализации его потенциальной древесной жизненной формы.

Вероятно, в местообитаниях на Чукотке *P. balsamifera* пребывает в вегетативном состоянии довольно длительное время. Несомненно, что эти место-

обитания были заселены тополем семенным путем из близко расположенных мест, например из пойм рек.

Вегетативное состояние всех особей *P. balsamifera* в обоих местообитаниях связано с особенностями биологии тополей и объясняется ежегодным отмиранием верхушек молодых побегов, что приводит к постоянной фертильности особей. Образование кустарниковых форм роста у *P. balsamifera* сопровождается утратой всеми особями способности к плодоношению, поэтому такие формы роста следует рассматривать как явление особого типа, отличая их от тех форм роста, при которых особи сохраняют способность образовывать семена.

Растительные сообщества тополя на Чукотке можно рассматривать как стадии формирования сомкнутых и многоярусных древесных сообществ, задержанных в своем развитии неблагоприятными условиями на неопределенно длительный срок. Несомненно, что местообитания *P. balsamifera* на Чукотке отличаются от тех местообитаний на Аляске, где он образует древесные сообщества. Специфическими условиями местообитаний на Чукотке и объясняется иной облик растений и сообществ тополя здесь. С другой стороны, местообитания на Чукотке сильно отличаются друг от друга, их нельзя даже отнести к одному экологическому ряду, а соответствующие им сообщества — к одному сукцессионному ряду. Куртинное растительное сообщество тополя на горном склоне является начальной стадией формирования сомкнутого 1—2-ярусного сообщества. На склоне коренного берега к долине реки тополем сформировано сомкнутое 2-ярусное сообщество с эдификаторным верхним ярусом и напочвенным ярусом, сложившимся под его сильным влиянием. Эти 2 сообщества представляют собой 2 разновременные фазы 2 рядов становления древесных тополевых сообществ в различных типах местообитаний.

Формируемые *P. balsamifera* на Чукотке 2 варианта кустарниковых сообществ сходны по составу и строению с фитоценозами, образованными здесь растениями, для которых кустарниковая жизненная форма закономерна и наиболее типична: прямостоячим кустарником *Salix lanata* subsp. *richardsonii* — в северном пункте на приречном склоне, стланиковым кустарником *S. glauca* — в южном пункте на осыпях щебня на склоне хребта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дервиз-Соколова Т. Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 975—982. — *Катенин А. Е.* Американские виды *Populus balsamifera* L. (*Salicaceae*) и *Viburnum edule* (Michx.) Rafin. (*Caprifoliaceae*) на юго-востоке Чукотского полуострова // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 3. С. 414—421. — *Катенин А. Е.* Структура растительного покрова уступа равнины к речной долине на Чукотском полуострове // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1056—1068. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 160 с. — *Юрцев Б. А.* Тополь бальзамический *Populus balsamifera* L. // Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. С. 411—412. — *Юрцев Б. А., Катенин А. Е.* Тополь бальзамический *Populus balsamifera* L. // Красная книга СССР. М.: Лесная пром-ть, 1984. Т. 2. С. 364—365.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
Получено 7 XII 1992

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

Т. К. Юрковская

РЫЖЕПУШИЦЕВО-СФАГНОВЫЕ СООБЩЕСТВА У ЮГО-ЗАПАДНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА

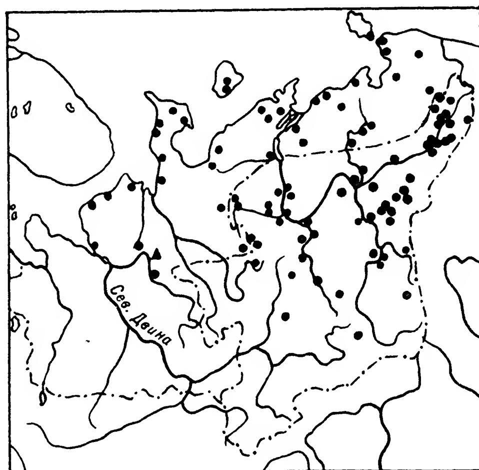
T. K. YURKOVSKAYA. THE COMMUNITIES OF ERIOPHORUM RUSSEOLUM—SPHAGNUM NEAR THE SOUTH-WESTERN LIMIT OF THEIR AREA

Приведены описания пушицево(*Eriophorum russeolum*)-сфагновых сообществ двух ассоциаций на болотах правобережья Пинеги.

Сообщества с *Eriophorum russeolum* широко распространены в заболоченных тундрах и на болотах тундровой области. Этот преимущественно евразиатский вид встречается также на востоке Северной Америки (Аляска, Канада); на западе Северной Америки его замещает близкий ему вид *E. chamissonis* (Арктическая..., 1966; Флора Северо-Востока..., 1976). *E. russeolum* — гипоарктический вид, характерный для умеренной Арктики; в Европе распространен преимущественно в тундре и лесотундре, спорадически встречается у северной границы тайги (Hultén, 1958; Retkeilykasvio, 1984). И только начиная от бассейна Печоры пушица рыжая становится распространенным видом и в тайге. В Сибири она достигает южной границы лесной зоны. Крайние юго-западные местонахождения *E. russeolum* отмечены вдоль правых притоков р. Сев. Двины (Флора Северо-Востока..., 1976). Именно здесь, на правобережье Пинеги, нами были исследованы болота, на которых *E. russeolum* встречается как господствующий или согосподствующий вид во многих сообществах (см. рисунок).

Полагаем, что сведения о рыжепушицево-сфагновых сообществах у юго-западной границы их ареала должны представить определенный интерес для ботаников, занимающихся вопросами классификации и географии растительного покрова.

E. russeolum ведет себя как мезоолиготрофный вид и распространен в мочажинах верховых болот (pH 3.2—3.4) и аапа (pH 3.8—4.2).



Eriophorum russeolum на Северо-Востоке европейской части России.

1 — местонахождения *E. russeolum* (по: Флора Северо-Востока ..., 1976); *2* — район исследования; *3* — административные границы.

На верховых болотах печорско-онежского типа пушица рыжая встречается в мочажинах, как сфагновых так и денудированных, лишенных мохового покрова, в последних она растет прямо на обнаженном торфе. Здесь мы приводим список видов лишь для самых распространенных сфагновых сообществ с пушицей рыжей на верховых болотах — ассоциации **Eriophorum russeolum—Sphagnum balticum** (табл. 1).

Сообщества названной ассоциации, как все сфагновые сообщества мочажин верховых болот, бедны видами, двухъярусны. *E. russeolum* явно доминирует и всегда встречается в значительном обилии. Среди других видов постоянен только *Oxycoccus palustris*, часты в небольшом обилии *Andromeda polifolia, Eriophorum vaginatum, Scheuchzeria palustris. Sphagnum balticum* с незначительной примесью *S. magellanicum, S. lindbergii* образуют довольно плотный ковер, под которым в меженный период вода стоит на глубине около 10 см. Мочажины эти небольших размеров и занимают разное положение на болотных массивах, встречаясь как на вершине, так и в средней и нижней частях склона.

Начиная с правобережья Пинеги вплоть до Урала рыжепушицево-сфагновые сообщества становятся характерным элементом растительного покрова печорско-онежских верховых болот. Эти сообщества, наряду с некоторыми особенностями структуры растительного покрова (например, появлением болотно-озерных комплексов), сближают растительный покров верховых болот правобережья Пинеги и далее к востоку с покровом западносибирских верховых болот.

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав сообществ ассоциации Eriophorum russeolum—Sphagnum balticum

Виды	Номера описаний				
	1	2	3	4	5
Andromeda polifolia	—	3	2	2	1
Chamaedaphne calyculata	—	—	1	1	1
Oxycoccus palustris	4	2	3	3	2
Baeothryon cespitosum	—	—	—	—	2
Eriophorum russeolum	5	4	4	4	4
E. vaginatum	—	1	1	1	—
Carex limosa	—	2	—	—	2
Menyanthes trifoliata	1	—	—	—	—
Drosera anglica	—	1	2	—	1
Scheuchzeria palustris	2	1	2	1	1
Sphagnum balticum	90	90	100	100	70
S. lindbergii	10	+	+	—	15
S. magellanicum	+	10	+	+	5
Число видов	7	10	10	8	12

Примечание. Здесь и в табл. 2 для сосудистых растений даны оценки обилия по 6-балльной шкале, для мхов указано проективное покрытие, %; «+» означает наличие единичных особей.

Не менее, чем для верховых болот, рыжепушицево-сфагновые сообщества характерны для аапа болот онежско-печорского типа. Они приурочены к периферийным частям грядово-мочажинного комплекса, а также образуют топяные ковры между грядово-мочажинным комплексом и краевым заболоченным лесом. Реже исследуемые сообщества встречаются в виде бордюра вдоль озерков или образуют заливы в их углах и тогда могут быть обнаружены и в центре болота.

Здесь приводим также описание только одной ассоциации — **Eriophorum russeolum—Sphagnum jensenii** (табл. 2). Она наиболее характерна для грядово-топяных комплексов, где мочажины—топи достигают ширины 50 м и занимают

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав сообществ ассоциации Eriophorum russeolum—Sphagnum jensenii

Виды	Номера описаний									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Andromeda polifolia	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—
Oxycoccus palustris	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—
Carex limosa	5	—	5	5	4	4	3	3	5	5
C. rostrata	—	—	—	—	—	2	2	2	2	—
Eriophorum polystachyon	—	—	—	—	—	—	1	2	—	2
E. russeolum	4	5	4	4	4	4	4	4	4	3
Drosera anglica	2	—	2	4	—	—	—	2	3	3
Menyanthes trifoliata	3	2	4	4	4	4	3	~~4~~	4	4
Scheuchzeria palustris	—	—	1	—	—	—	—	2	2	—
Sphagnum flexuosum	—	—	—	—	20	20	—	—	—	—
S. jensenii	100	100	98	100	80	70	100	70	100	100
Число видов	5	3	4	5	5	8	11	16	8	6

Примечание. Отмечены еще виды: *Chamaedaphne calyculata* 8—1; *Carex chordorrhiza* 7—1; *C. lasiocarpa* 8—2; *Drosera rotundifolia* 8—1; *Utricularia intermedia* 8—1; *Sphagnum fallax* 8—30; *S. lindbergii* 6—10; *S. obtusum* 6—+; *Calliergon stramineum* 8—+. Первая цифра соответствует номеру описания, а вторая означает обилие или покрытие.

от 70 до 80% площади в комплексе. Уровень грунтовой воды колеблется от 0 до 5 см.

По видовому составу эта ассоциация ненамного богаче предыдущей, а по количеству видов в отдельных сообществах даже уступает ей. Число видов в фитоценозах варьирует от 3 до 16, среднее — 7. Вид *Eriophorum russeolum* всегда обилен, но обычно в одном ярусе с ним согосподствует *Carex limosa* и иногда по численности превосходит пушицу. Мы, однако, не включили *Carex limosa* в название ассоциации, так как этот вид с высоким постоянством встречается во всех фитоценозах с господством *Sphagnum jensenii* на аапа болотах. *Eriophorum russeolum* и *Carex limosa* образуют верхний ярус высотой 20—30 см; проективное покрытие его колеблется от 15 до 40%. Почти всегда имеется ярус вахты высотой 10—15 см, лишь иногда она встречается рассеянно. В целом набор сопутствующих видов в этой ассоциации свидетельствует о ее более высокой трофности и обводненности по сравнению с предыдущей.

В моховом покрове почти безраздельно господствует *Sphagnum jensenii*, лишь кое-где имеется примесь *S. fallax, S. flexuosum* и некоторых других мхов.

Нас могут упрекнуть в узкой трактовке объема ассоциации, основанной на принципах доминирования, но мы считаем, что такой подход важен для ботанической географии, для анализа распространения болотных, бедных видами синтаксонов. Кстати, R. Tüxen (1976) также подчеркивал, что выделение синтаксонов для маловидовых сообществ должно основываться на доминантах.

Описанные сообщества дают представление об экологическом диапазоне *Eriophorum russeolum* в этом регионе, но типологический состав рыжепушицево-сфагновых сообществ разнообразнее, чем рассмотренные две наиболее характерные и распространенные ассоциации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арктическая флора СССР. Вып. 3. Л.: Наука, 1966. 174 с. — *Флора* Северо-Востока европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976. 315 с. — *Hultén E.* Atlas of the distribution of vascular plants in NW Europe. Stockholm, 1958. 340 p. — *Retkeilykasvio.* Helsinki, 1984.

544 р. — *Tüxen R.* Remarques sur la synsystematique de la classe Oxycocco—Sphagnetea (1) // Colloques phytosociologiques. Sols. tourbeux. Lille, 1978. T. VII. P. 383—391.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 VI 1992

УДК 581.526.42(235.47)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

П. В. Крестов

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЛЕСОВ ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНОГО ПОЯСА В БАССЕЙНЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ УССУРКА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

P. V. KRESTOV. ECOLOGICAL AND PHYTOCOENOTICAL CHARACTERISTICS OF THE BROAD-LEAVED-CONIFEROUS FOREST BELT IN THE BASIN OF BOLSHAYA USSURKA RIVER (PRIMORSKY REGION)

Представлены результаты экологических и фитоценотических исследований одного из крупнейших и наиболее сохранившихся массивов формации широколиственно-кедровых лесов на Дальнем Востоке. Выделены 94 коренные и производные ассоциации. Для характеристики экологического разнообразия лесов применена ординация ассоциаций, объединенных по сходству состава доминантов подчиненных ярусов в 28 серий, по сходству жизненной формы доминантов — в 7 биоморфциклов. Выявлены основные закономерности распределения растительности по элементам рельефа. Определены экологические оптимумы основных лесных формаций, слагающих растительный покров данного района. Отмечены ценность лесов бассейна р. Большая Уссурка как эталонных и их роль в сохранении фитоценотического разнообразия широколиственно-кедровых лесов Дальнего Востока.

Широколиственно-кедровые леса среднего течения р. Большая Уссурка (Иман) представляют собой один из крупнейших мало исследованных и наименее измененных хозяйственной деятельностью человека массивов данной формации на Дальнем Востоке. Некоторые сведения о лесах этого района можно найти у Н. Г. Васильева (1964, 1977, 1979) и В. Н. Смагина (1965). В их работах даны подробные описания и классификации долинных широколиственных и частично ненарушенных горных широколиственно-кедровых лесов. В последнее время наметилась тенденция к интенсивному хозяйственному использованию лесов, что в совокупности с недостаточными сведениями о них убеждает в необходимости выявления фитоценотического и экологического разнообразия лесов и оценки их современного состояния. С этой целью в 1990 и 1991 гг. в широколиственно-кедровых, широколиственных и других лесах широколиственно-хвойного пояса была проведена работа, конкретные задачи которой сводились к выявлению фитоценотического и экологического разнообразия и эколого-фитоценотической характеристике коренных и производных лесов.

При детально-маршрутном обследовании территории заложены эколого-топографические профили (Юнатов, 1964), на которых выполнено 110 почвенно-геоботанических описаний по методике В. Н. Сукачева (Сукачев, Зонн, 1961). В качестве основной единицы инвентаризации взята растительная ассоциация (Сукачев, 1934). Ассоциации со сходным составом доминантов подчиненных ярусов объединялись в серии, а серии со сходной жизненной формой доминантов — в биоморфциклы в соответствии с методическими разработками А. Г. Крылова (1990), основанными на синтаксономической системе С. Я. Соколова (1962). При выделении биоморфциклов использовалась система жизненных форм растений Крылова (1984).

Далее производилась ординация ассоциаций, серий и биоморфциклов в эдафической сетке (Погребняк, 1955; Воробьев, 1959), которая совмещалась с экологическими координатами (Сукачев, 1928). Точное положение ассоциаций в заданном пространстве определялось по пересечению эдафических ареалов

массовых видов синузий подчиненных ярусов (Крылов, 1990). При этом использовались экологические шкалы растений (Методические указания..., 1978).

При названии серий учтены принципы номенклатуры серий лесных ассоциаций, изложенные в работе А. Г. Крылова и Н. А. Крупянко (1990). Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

По результатам исследований выделены 94 коренные и производные ассоциации. Объединив ассоциации со сходным составом синузий подчиненных ярусов, мы получили 28 серий, которые в свою очередь по сходным жизненным формам доминантов распределили по 7 биоморфциклам. Осочковый биоморфцикл представлен ассоциациями, в травяном ярусе которых господствующей биоморфой являются рыхлодерновинные осочки. Неморально-травяные леса характеризуются хорошо развитым травяным ярусом из неморального вегетативно малоподвижного широкотравья, неморального мезофильного разнотравья, длиннокорневищных осок или неморального мелкотравья. В неморально-кустарниковых лесах при невыраженном травяном ярусе хорошо развит подлесок из неморальных кустарников (сомкнутость свыше 0.6). Для папоротниковых лесов характерен травяной покров из мезофильных крупных и средних папоротников, для гигрофильно-папоротниковых — из мезогигро- и гигрофильных. В гигрофильноосоковых лесах в травяном ярусе доминируют гигрофильные длиннокорневищные осоки. Леса с развитым покровом из кустарничков отнесены к кустарничковому биоморфциклу. Основные характеристики биоморфциклов и серий ассоциаций приведены в таблице. На рисунке показано положение биоморфциклов и серий в эдафической сетке, совмещенной с экологическими координатами.

Экологический оптимум широколиственно-кедровых лесов района исследования соответствует максимальной плотности кружков на рисунке в квадратах *C2, C3, D2* и *D3*, что позволяет сделать вывод о приуроченности лесов к местообитаниям со среднетрофными и богатыми почвами с диапазоном увлажнения от сухих до влажных. Широколиственно-кедровые леса играют важную роль в формировании растительного покрова горных склонов и повышений надпойменных террас. Ряд серий осочкового, неморально-травяного, неморально-кустарникового и папоротникового биоморфциклов обнаруживает тесную связь с элементами рельефа (см. таблицу). Серии желтокленовая и рябинниковая (см. таблицу, серии *16, 17*) не отнесены к какому-либо биоморфциклу из-за недостаточной определенности экологических ареалов доминантов подчиненных ярусов, ценотической приуроченности и устойчивости их структурных образований в конкретных сообществах. На доступных для техники участках леса этой серии пройдены рубками и представлены короткопроизводными широколиственными и изредка мелколиственными ценозами, имеющими тенденцию к восстановлению.

По склонам световых экспозиций, обращенным к долине реки (главным образом рядом с населенными пунктами), при периодическом воздействии пожаров широколиственно-кедровые леса сменились устойчивопроизводными дубняками, об устойчивости которых свидетельствует доминирование практически во всех ярусах видов дубравного комплекса (см. таблицу, серии *3, 6, 8*) (Верхолат, 1990).

По распадкам, горным ключам и по узким долинам горных рек распространены ельники, имеющие спорадический экологический ареал (см. рисунок; см. таблицу, серии *22, 27*). Их распространение обусловлено инверсиями температур; роль в растительном покрове относительно невелика. Большая часть их в разное время подверглась рубке и представлена производными ольховниками, осинниками, белоберезниками и пихтарниками, в которых активно возобновляется ель.

Широколиственные леса из ясеня, ильма и тополя с участием кедра — основной компонент растительного покрова средней части долины р. Большая Уссурка. Их экологический ареал охватывает местообитания с сырыми и влажными среднетрофными и богатыми почвами, преимущественно с проточным увлажнением (см. рисунок; см. таблицу, серии *23—26*). Такие условия обычны для высоких пойм,

Характеристика биоморфциклов и серий лесных ассоциаций

Биоморфцикл	Серия	Массовые виды синузий подчиненных ярусов	Наиболее устойчивые ассоциации	Положение в рельефе
I. Осочковый	*1*. Грушанково-осочковая	*Carex nanella* Ohwi,* *C. callitrichos* V. Krecz.,* *C. ussuriensis* Kom., *Pyrola subaphylla* Maxim., *P. minor* L., *Orthilia secunda* (L.) House*	Кедровник с дубом грушанково-осочковый	Верхние выпуклые части склонов световых экспозиций
	2. Марьянниково-осочковая	*Carex lanceolata* Boott,* *C. reventa* V. Krecz.,* *Melampyrum roseum* Maxim.*	Кедровник с дубом марьянниково-осочковый	То же
	3. Леспедецево-осочковая	*Carex lanceolata,** *C. reventa,** *Lespedeza bicolor* Turcz.,* *Corylus mandshurica* Maxim.	Дубняк с черной березой леспедецево-осочковый	» »
	4. Рододендроново-осочковая	*Carex nanella,** *C. reventa, C. lanceolata, C. callitrichos,** *Rhododendron mucronulatum* Turcz.*	Кедровник с дубом рододендроново-осочковый	Гребни и пригребневые части склонов световых экспозиций
	5. Неморальнотравно-осочковая	*Carex reventa,** *C. lanceolata,** *C. xyphium* Kom., *C. campylorhina* V. Krecz.	Кедровник с дубом и липой осоково-осочковый	Средние выпуклые части склонов световых экспозиций
	6. Разнотравно-осочковая	*Carex lanceolata,** *Artemisia stolonifera* (Maxim.) Kom., *Vicia venosa* (Willd. ex Link) Maxim., *Doellingeria scabra* (Thunb.) Nees	Дубняк с черной березой разнотравно-осочковый	Пологие склоны световых экспозиций, обращенные к долине
	7. Бруснично-осочковая	*Carex callitrichos,** *C. xyphium,** *Vaccinium vitis-idaea* L.,* *Linnaea borealis* L.	Кедровник с березой и елью бруснично-осочковый	Верхние части склонов световых экспозиций
II. Неморально-травяной	*8*. Леспедецево-разнотравная	*Geranium maximowiczii* Regel et Maack,* *G. vlassovianum* Fisch. ex Link,* *Artemisia stolonifera,** *Vicia venosa,** *Lespedeza bicolor*	Дубняк с черной березой леспедецево-разнотравный	Нижние и средние части склонов световых экспозиций, обращенные к долине
	9. Вальдштениевая	*Waldsteinia ternata* (Steph.) Fritsch.,* *Carex campylorhina, Thalictrum filamentosum* Maxim.	Кедровник с березой, липой и дубом вальдштениевый	Слабо выпуклые верхние части склонов световых экспозиций
	10. Осоково-широкотравная	*Carex campylorhina,** *Thalictrum filamentosum,** *Chloranthus japonicus* Siebold, *Osmorhiza aristata* (Thunb.) Makino et Yabe	Кедровник с липой и березой разнокустарниково-осоково-широкотравный	Слабо вогнутые склоны световых экспозиций и широкие седловины
	11. Осоковая	*Carex campylorhina,** *Thalictrum filamentosum, Corylus mandshurica, Athyrium spinulosum* (Maxim.) Milde	Кедровник с липой, березой и дубом лещиново-осоковый	Слабо выпуклые средние части склонов световых экспозиций
	12. Чубушниково-широкотравная	*Thalictrum filamentosum,** *Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim.,* *Carex campylorhina*	Кедровник с березой, ясенем и елью чубушниково-широкотравный	Вогнутые части склонов различных экспозиций, повышения на надпойменных террасах

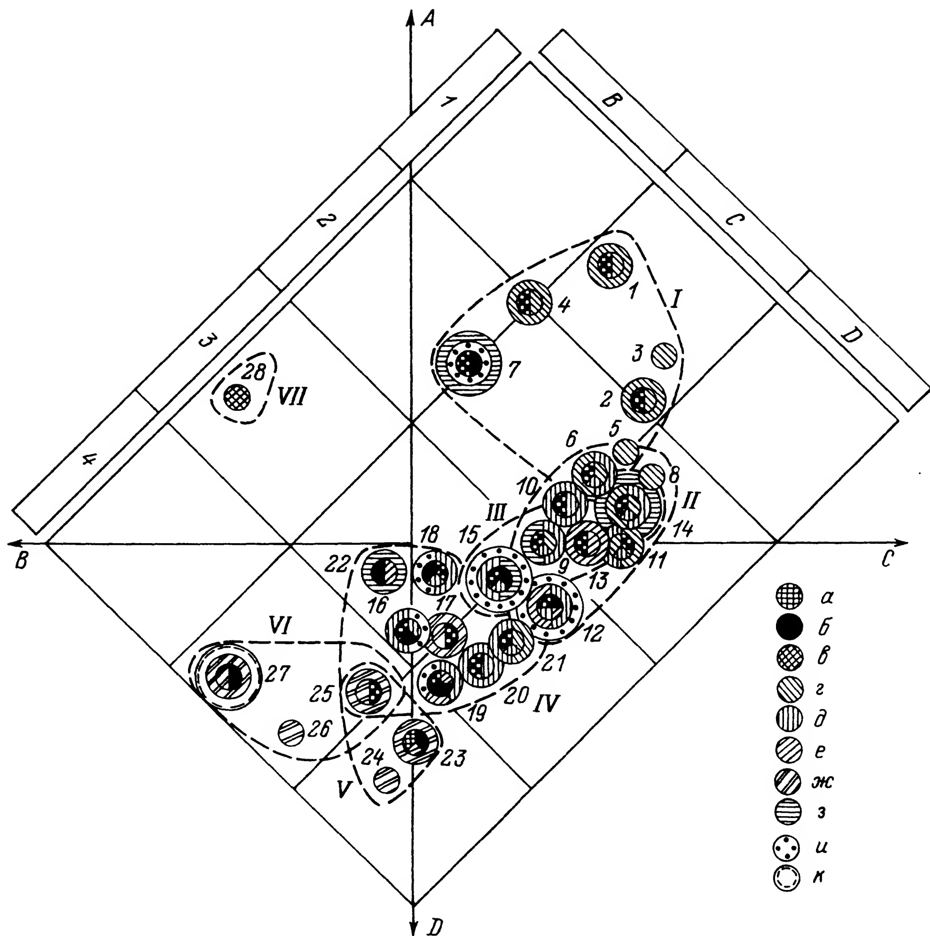
Продолжение таблицы

Биоморфцикл	Серия	Массовые виды синузий подчиненных ярусов	Наиболее устойчивые ассоциации	Положение в рельефе
III. Неморально-кустарниковый	*13*. Разнокустарниковая	*Eleutherococcus senticosus** (Rupr. et Maxim.) Maxim., *Philadelphus tenuifolius*,* *Ribes mandshuricum* (Maxim.) Kom., *Euonymus pauciflora* Maxim., *Lonicera chrysantha* Turcz. et Ledeb.	Кедровник с ясенем разнокустарниковый	Вогнутые нижние части склонов различных экспозиций
	14. Лещиновая	*Corylus mandshurica*,* *Philadelphus tenuifolius*, *Dryopteris bushiana* Fomin	Кедровник с липой, березой и дубом лещиновый	Выпуклые средние и верхние части склонов световых экспозиций
	15. Чубушниковая	*Philadelphus tenuifolius*,* *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Eleuterococcus senticosus*	Кедровник с елью, березой и липой рябинниково-чубушни-ковый	Вогнутые нижние части склонов различных экспозиций
?	*16*. Желтокленовая	*Acer ukurunduense* Trautv. et Mey.,* *Dryopteris bushiana*	Кедровник с березой и елью желтокленовый	Склоны теневых экспозиций, обращенные к долинам
?	*17*. Рябинниковая	*Sorbaria sorbifolia*,* *Equisetum hyemale* L.	Кедровник с ильмом и ясенем хвощево-рябинниковый	Надпойменные террасы
IV. Папоротниковый	*18*. Мелкотравно-папоротниковая	*Dryopteris amurensis* Christ,* *D. austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz et Thell.,* *Diplazium sibiricum* (Turcz. ex Kunze) Kurata,* *Maianthemum dilatatum* (Wood) Nels. et Macbr.,* *M. bifolium* (L.) F. W. Schmidt,* *Chamaepericlymenum canadense* (L.) Aschers. et Graebn., *Oxalis acetosella* L.	Кедровник с березой и елью мелкотравно-папоротниковый	Верхние и средние части склонов теневых экспозиций
	19. Крупнопапоротниковая	*Dryopteris bushiana*,* *Athyrium filix-femina* (L.) Roth,* *A. rubripes* (Kom.) Kom.,* *Cornopteris crenulatoserrulata* (Makino) Nakai,* *Coniogramme intermedia* Hieron.	Кедровник с березой, ясенем и елью крупнопапоротниковый	Нижние вогнутые части склонов различных экспозиций и повышения надпойменных террас
	20. Осоково-крупнопапоротниковая	*Dryopteris bushiana*,* *Athyrium rubripes*,* *A. filix-femina*,* *Carex campylorhina*,* *Waldsteinia ternata*, *Thalictrum filamentosum*	Кедровник с березой и липой осоково-крупнопапоротниковый	Средние выпуклые части склонов световых экспозиций
	21. Щитовниковая	*Dryopteris bushiana*,* *Athyrium spinulosum**	Кедровник с липой и дубом папоротниковый	Верхние и средние части склонов световых экспозиций
	22. Зеленомошно-папоротниковая	*Dryopteris austriaca*,* *D. amurensis*,* *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.,* *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.	Ельник с ясенем зеленомошно-папоротниковый	Холодные приручейные долины

Продолжение таблицы

Биоморфцикл	Серия	Массовые виды синузий подчиненных ярусов	Наиболее устойчивые ассоциации	Положение в рельефе
V. Гигрофильнопапоротниковый	*23*. Осмундово-страусниковая	*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod.,* *Osmundastrum asiaticum* (Fern.) Tagawa,* *Carex campylorhina, C. sordida* Heurck et Muell. Arg.	Ильмовник с ясенем, елью и кедром осмундово-страусниковый	Надпойменные террасы
	24. Хвощево-страусниковая	*Matteuccia struthiopteris,** *Equisetum hyemale*	Ильмовник с ясенем хвощево-страусниковый	Припойменные участки надпойменных террас
VI. Гигрофильноосоковый	*25*. Крупнопапоротниково-гигрофильноосоковая	*Carex dispalata Boott,* C. sordida, C. arnellii* Christ, *Matteuccia struthiopteris, Cornopteris crenulatoserrulata**	Ильмовник с ясенем кедром и елью крупнопапоротниково-гигрофильноосоковый	Надпойменные террасы
	26. Вейниково-гигрофильноосоковая	*Carex dispalata,* C. sordida,** *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.*	Ясеневник с тополем вейниково-гигрофильноосоковый	Понижения надпойменных террас, высокие поймы
	27. Вейниково-кочкарноосоковая	*Carex appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kük.,* *Calamagrostis langsdorffii,** *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn.	Ельник с ясенем вейниково-кочкарноосоковый	Заболоченные холодные приручейные долины
VII. Кустарничковый	*28*. Бруснично-багульниковая	*Ledum hypoleucum* Kom.,* *Vaccinium vitis-idaea,* Sphagnum girgensohnii* Russ., *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh.	Лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый	Осыпная терраса склона, обращенного к холодной приручьевой долине

Примечание. Звездочкой выделены массовые виды доминирующих синузий.



Характеристики коренных и производных ассоциаций и эдафические ареалы биоморфциклов в пространстве, заданном системой экологических координат Сукачева и эдафической сеткой Воробьева—Погребняка (Крылов, 1990).

В кружках в центре каждой серии приведены эдификаторы наиболее устойчивых сообществ, соответствующих коренным или близких к ним. В концентрических кольцах вокруг кружков указаны эдификаторы наиболее типичных короткопроизводных ассоциаций, возникающих как в процессе дигрессивно-демутационных смен, так и в результате каких-либо катастрофических нарушений (рубки, пожары). Пунктиром обозначены эдафические ареалы биоморфциклов. Биоморфциклы: *I* — осочковый, *II* — неморально-травяной, *III* — неморально-кустарниковый, *IV* — папоротниковый, *V* — гигрофильнопапоротниковый, *VI* — гигрофильноосоковый, *VII* — кустарничковый. Серии ассоциаций — *1—28* (см. таблицу). Эдификаторы: *а* — *Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc. (кедр корейский); *б* — *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. (ель аянская); *в* — *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. (лиственница Гмелина); *г* — *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. (дуб монгольский); *д* — *Betula costata* Trautv. (береза ребристая) и *Tilia amurensis* Rupr. (липа амурская); *е* — *Fraxinus mandshurica* Rupr. (ясень маньчжурский); *ж* — *Ulmus japonica* (Rehd.) Sarg. (ильм японский), *Populus maximowiczii* A. Henry (тополь Максимовича) и ясень маньчжурский; *з* — *Populus davidiana* Dode (осина Давида) и *Betula mandshurica* (Regel) Nakai (береза маньчжурская); *и* — *Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim. (пихта белокорая); *к* — *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. (ольха волосистая).

первых надпойменных террас, а также для некоторых специфических экотопов горных склонов (например, для широких седловин хребтов, пологих вогнутых склонов и т. п.). На незначительной части долины эти леса сменились разнотравно-вейниковыми лугами в основном вследствие хозяйственной деятельности.

Однажды встречен лиственничник сфагново-бруснично-багульниковый (см. рисунок; см. таблицу, серия *28*) на террасовидном уступе осыпного происхождения (осыпная терраса) склона западной экспозиции. Экотоп характеризуется не-

сформированностью почв и в связи с этим прямой зависимостью влагообеспеченности от атмосферных осадков и конденсации. Сообщество находится на высоте 350 м над ур. м., четко оконтурено, носит ярко выраженный экстразональный характер, по сложению и положению в рельефе близко к горным лиственничникам, зональное положение которых гораздо севернее (север Хабаровского края и Амурской области).

Помимо упомянутых формаций, в районе исследования распространены ивняки и чозенники по низким поймам и лиственничные редины — по слабо дренированным участкам речных долин.

Благодаря большому фитоценотическому и экологическому разнообразию лесной растительности, хорошей восстановительной способности короткопроизводных насаждений бассейн р. Большая Уссурка представляет интерес как эталонный участок, исключение которого из хозяйственного использования послужило бы сохранению фитоценотического разнообразия дальневосточных широколиственно-кедровых лесов.

Автор искренне признателен А. Г. Крылову, С. В. Осипову, В. А. Розенбергу за обсуждение многих вопросов и просмотр рукописи, Н. А. Михалевой за техническую помощь в подготовке статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев Н. Г. Краткий очерк лесной растительности бассейна реки Имана // Комаровские чтения. Владивосток, 1964. Вып. 12. С. 3—25. — *Васильев Н. Г.* Долинные широколиственные леса Сихотэ-Алиня. М.: Наука, 1977. 116 с. — *Васильев Н. Г.* Ясеневые и ильмовые леса советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1979. 320 с. — *Верхолат В. П.* Ценотический анализ флоры лесов южного Сихотэ-Алиня // Динамика и структура растительности Приморского края. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 569. С. 56—102. — *Воробьев Д. В.* Методика лесотипологических исследований. Харьков, 1959. 144 с. — *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 184 с. — *Крылов А. Г.* Эколого-фитоценотическая схема лесных ассоциаций елово-широколиственной полосы южного Сихотэ-Алиня // Динамика и структура растительности Приморского края. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 569. С. 157—169. — *Крылов А. Г., Крупянко Н. А.* Синузиальная структура и номенклатура серий ассоциаций кедрово-широколиственных лесов // Там же. С. 130—156. — *Методические* указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М., 1978. 302 с. — *Погребняк П. С.* Основы лесной типологии. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 456 с. — *Смагин В. Н.* Леса бассейна р. Уссури. М.: Наука, 1965. 270 с. — *Соколов С. Я.* Таксономия лесных ассоциаций // Проблемы ботаники, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 110—123. — *Сукачев В. Н.* Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). Л.; М.: Книга, 1928. 232 с. — *Сукачев В. Н.* Что такое фитоценоз? // Сов. ботаника. 1934. № 5. С. 4—18. — *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* Методические указания к изучению типов леса. М.: Наука, 1961. 143 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юнатов А. А.* Типы и содержание геоботанических исследований. Выбор пробных площадей и заложение экологических профилей // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 9 –36.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Получено 8 V 1992

УДК 581.55(470.22) ©Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

А. Б. Ястребов, А. А. Познанская

АНАЛИЗ ВЛИЯНИЯ ДРЕВОСТОЯ НА ПОДРОСТ В СОСНОВЫХ БОРАХ КАРЕЛИИ [1]

A. B. YASTREBOV, A. A. POZNANSKAYA. THE ANALYSIS OF THE IMPACT OF THE TREE STAND ON THE REGROWTH IN PINE FORESTS OF KARELIA

Изучено влияние древостоя (80—100 лет) на подрост и возобновление сосны в лишайниково-зеленомошных сосняках Карелии. Для характеристики влияния взрослых деревьев использован интегрированный показатель силы влияния. Состояние подроста достоверно ухудшается при увеличении этого показателя, снижается также плотность подроста. Однако при достаточно слабом влиянии плотность подроста также снижена за счет процессов самоизреживания внутри подроста. При сильном влиянии древостоя молодые сосенки погибают, дожив до некоторого возраста, определяемого силой влияния. Возобновление сосны зависит от влияния не только взрослых деревьев, но и крупных особей подроста, однако попытка объединить оба источника угнетения возобновления в едином количественном показателе не увенчалась успехом.

Изучение подроста древесных пород под пологом древостоев имеет большое значение для понимания динамических процессов в лесах. Состоянием и пространственным размещением подроста определяются структура и динамика будущего древостоя. Через возобновление и подрост, которые сами находятся под влиянием древостоя, осуществляется структурно-динамическая преемственность поколений древесных пород.

Начиная с работ J. Bray (1956) большое распространение получили исследования возобновления древесных растений в «окнах», образующихся при вывале отдельных крупных деревьев и их групп (см. обзоры Shugart, 1987; Platt, Strong, 1989). В этом случае характер возобновления деревьев нового поколения определяется размером окна, а насаждение в целом представляет собой мозаику разных стадий зарастания окон (Remmert, 1985). Такого рода динамика распространена в основном в тропических дождевых лесах, однако, по-видимому, имеет место и в ельниках Северной Европы (Leemans, 1990; Георгиевский, 1992). В сосняках смена поколений происходит по-другому. Это объясняется разницей в биологии сосны и ели. H. Shugart (1987) разделил все древесные породы на четыре группы в соответствии с их ролью в динамике древостоев в зависимости от того, требуются ли им окна для возобновления, а также образуют ли они сами окна в пологе при вывале. Сосна принадлежит к третьей группе: она требует открытого пространства для возобновления, но в то же время сама не образует окон; открытое пространство появляется только при распаде древостоя. В этом случае динамика одновидовых насаждений должна происходить путем циклического замещения одновозрастных когорт (поколений) на больших площадях (Shugart, 1987). Причина появления одновозрастных когорт в том, что они формируются за относительно короткий промежуток времени, пока происходит распад материнского поколения. Распадающийся древостой успевает оказать влияние на формирование пространственной структуры и жизненность деревьев новой когорты. В задачу данной статьи как раз и входило исследование этого влияния.

Сбор материала производился в Суоярвском р-не Карелии, в 25 км к западу от пос. Поросозеро, в июле 1991 г. Были выбраны три участка размером 20 × × 20 м, различающихся плотностью материнского древостоя, составившей соответственно 69, 263 и 900 деревьев на 1 га. В остальном эти участки были схожими, их древостой характеризовался следующими показателями: возраст — 80—100 лет, средний диаметр ствола — 20 см, высота — 15 м. Напочвенный пок-

[1] Публикация по гранту Б-43-2 Министерства науки, высшей школы и технической политики России.

ров представлен вереском *Calluna vulgaris* и брусникой *Vaccinium vitis-idaea* в травяно-кустарничковом ярусе и лишайниками *Cladina arbuscula, C. rangiferina* с единичными примесями *Pleurozium schreberi.* На третьем участке в связи с большей плотностью древостоя обилие последнего возрастало до 35%. Каждый участок разбивался на квадраты 5 × 5 м. Внутри каждого квадрата, измеряя расстояния от его углов металлической рулеткой с точностью до 0.5 см, определяли координаты всех взрослых деревьев и особей подроста, достигших высоты 20 см. Для того чтобы элиминировать краевой эффект, координаты взрослых деревьев определяли таким же образом в 10-метровой буферной зоне вокруг участка. Для каждого дерева измеряли также диаметр ствола на высоте 1.3 м. Для каждой особи подроста определяли следующие показатели: диаметр ствола на высоте 20 см, высоту (с точностью до 1 см для особей ниже 1.5 м и с точностью до 10 см для более высоких растений), возраст (по мутовкам) и прирост предпоследнего года в высоту (с точностью до 1 мм). Предпоследний год был выбран потому, что формирование прироста последнего года может быть не завершено. Определение этих четырех базовых признаков позволило ввести несколько производных показателей: средний прирост по высоте (отношение высоты к возрасту), средний прирост по диаметру (отношение диаметра к возрасту), текущий относительный прирост по высоте или относительную скорость роста в высоту (отношение прироста в высоту к высоте растения), отношение высоты к диаметру. С помощью данных о размещении подроста на участке была определена локальная плотность подроста вокруг каждой его особи. Для этого использовалось расстояние от нее до ближайшей соседней. Величина, равная $(2r)^2$, где r — указанное выше расстояние, представляет собой оценку площади земной поверхности, приходящейся на данную особь (Clark, Evans, 1954; Thompson, 1956). Мы использовали оценку площади, а не обратную ей величину плотности подроста, поскольку усредненные значения последней дают смещенную оценку (Payandeh, Ek, 1986). Кроме того, оценки площади, приходящейся на одну особь подроста, могут быть интерпретированы как ее площадь питания. Полученные оценки дают завышенные значения в случае агрегированного распределения подроста по площади (Payandeh, Ek, 1986), однако в данном случае нам важно было получить не абсолютные, а относительные значения, чтобы иметь возможность сравнивать особи подроста между собой. С помощью оценок площади питания мы получили также оценки эффективности использования подростом ресурсов среды (как отношение площади сечения стволика подроста к его площади питания). Таким образом, состояние каждой особи подроста характеризуется десятью признаками (четырьмя измеренными и шестью производными).

Для того чтобы оценить воздействие взрослого древостоя на подрост, необходимо выразить величину его влияния некоторым числом. Это довольно сложная задача, поскольку сила влияния определяется степенью трансформации отдельных экологических факторов, часто не поддающихся непосредственному измерению. Даже если бы удалось найти формы зависимостей этих факторов от размеров деревьев, оказывающих влияние, и от расстояний до них, то вряд ли удалось бы адекватно представить эту информацию одним числом, не говоря уже о том, что мы не знаем, как изменяется влияние отдельных деревьев при наложении их полей воздействия друг на друга. Остается только предположить, что влияние взрослых деревьев пропорционально их размерам и обратно пропорционально расстоянию до них. Тогда суммарное влияние этих деревьев можно охарактеризовать системой индексов влияния, определяемых по формуле $F = \Sigma\ (D_i^n / l_i^m)$, где F — сила влияния древостоя, D_i — диаметр i-го дерева, l_i — расстояние до него, а суммирование производится по всем деревьям; n и m представляют собой показатели степени, причем n изменяется от 0 до 2, а m — от 1 до 2. Эта система индексов предложена С. Ф. Котовым (1982, 1983) для описания влияния

древостоя на напочвенный покров и успешно применена впоследствии А. А. Масловым (1989). Подобные индексы применялись и для исследования взаимодействия деревьев при формировании одновозрастных древостоев и хорошо отражают влияние деревьев-соседей на центральное дерево (Hegyi, 1974; Ипатов, 1976; Daniels, 1976; Daniels et al., 1986). Надо думать, что эти индексы окажутся полезными и при использовании их для выявления влияния взрослых деревьев на подрост. Возможно применение и более сложных показателей (см., например, Санников, Санникова, 1985; Lieberman et al., 1989). Однако нам кажется, что применение любых индексов позволяет давать лишь грубую оценку силы влияния, а усложнение индексов не приводит к большей ясности результатов, как это видно из сравнения разного рода индексов, используемых для анализа конкуренции в древостое (Daniels, 1976; Daniels et al., 1986). Так, например, весьма сложный индекс М. Lieberman с соавт. (1989) с трудом позволяет отличить окно в пологе древостоя от сомкнутого сообщества (Publicover, Vogt, 1991). Некоторые авторы считают, что для характеристики влияния древостоя достаточно определить влияние лишь одного ближайшего к рассматриваемой точке дерева (Котов, 1982; Санников, Санникова, 1985). Однако нам кажется, что гораздо интереснее попытаться определить совокупное, кумулятивное влияние древостоя, которое, согласно теоретическим представлениям, должно качественно отличаться от влияния отдельных особей (Ипатов, 1970; Ипатов, Кирикова, 1980, 1986; Норин, 1987, 1991). Нами были проверены шесть индексов влияния, получающихся путем всевозможных комбинаций значений $n = 0$, 1, 2 и $m = 1$, 2. Для каждого из трех участков был выполнен дисперсионный анализ каждого из признаков подроста в зависимости от каждого из шести индексов. Максимальные значения корреляционного отношения в 15 случаях из 30 были получены для индекса $F = \Sigma\ (D_i/l_i)$. В остальных случаях величина корреляционного отношения для этого индекса была близка к максимальной. Поэтому в дальнейшем мы работали только с этим индексом. Интересно сравнить этот результат с данными, полученными другими исследователями. R. Daniels (Daniels, 1976; Daniels et al., 1986) пришел к выводу, что лучше всего использовать индексы без возведения в квадрат. Котов (1982) получил наивысшие корреляционные отношения при $n = 2$ и $m = 2$, однако лишь в том случае, когда использовались значения для одного, самого близкого дерева, а не сумма показателей по всем ближайшим деревьям. В случае же учета всех соседей значения корреляционного отношения были примерно одинаковыми. С. Н. Санников и Н. С. Санникова (1985) получили хорошие результаты без возведения величины расстояния до дерева в квадрат. Таким образом, можно считать, что наш выбор коэффициента, характеризующего воздействие взрослых деревьев, подтверждается и литературными данными.

Поскольку в результате обработки материала выяснилось, что диапазоны изменения силы влияния древостоя на разных участках практически не перекрываются между собой, а тенденции к изменению различных признаков подроста хорошо стыкуются на границах этих диапазонов, данные для разных участков были объединены и анализировались совместно. В результате были использованы данные для 2666 особей подроста. Диапазон изменений силы влияния материнского полога оказался достаточно широким — от 0.14 до 3.38.

Характер изменения признаков подроста в зависимости от силы влияния древостоя представлен на рис. 1. Достоверность и сила связи (квадрат корреляционного отношения) приведены в таблице. Изменения всех признаков, кроме относительной скорости роста в высоту, достоверны. Высота подроста, его диаметр и прирост предпоследнего года уменьшаются с увеличением силы влияния древостоя. Изменение этих признаков носит гиперболический характер, что совпадает с литературными данными (Санников, Санникова, 1985). Это означает, что при появлении влияния взрослых деревьев происходит довольно резкое ухудшение состояния подроста, а при дальнейшем усилении воздействия древостоя оно менее значительно. Снижение размеров подроста под влиянием древостоя отчасти

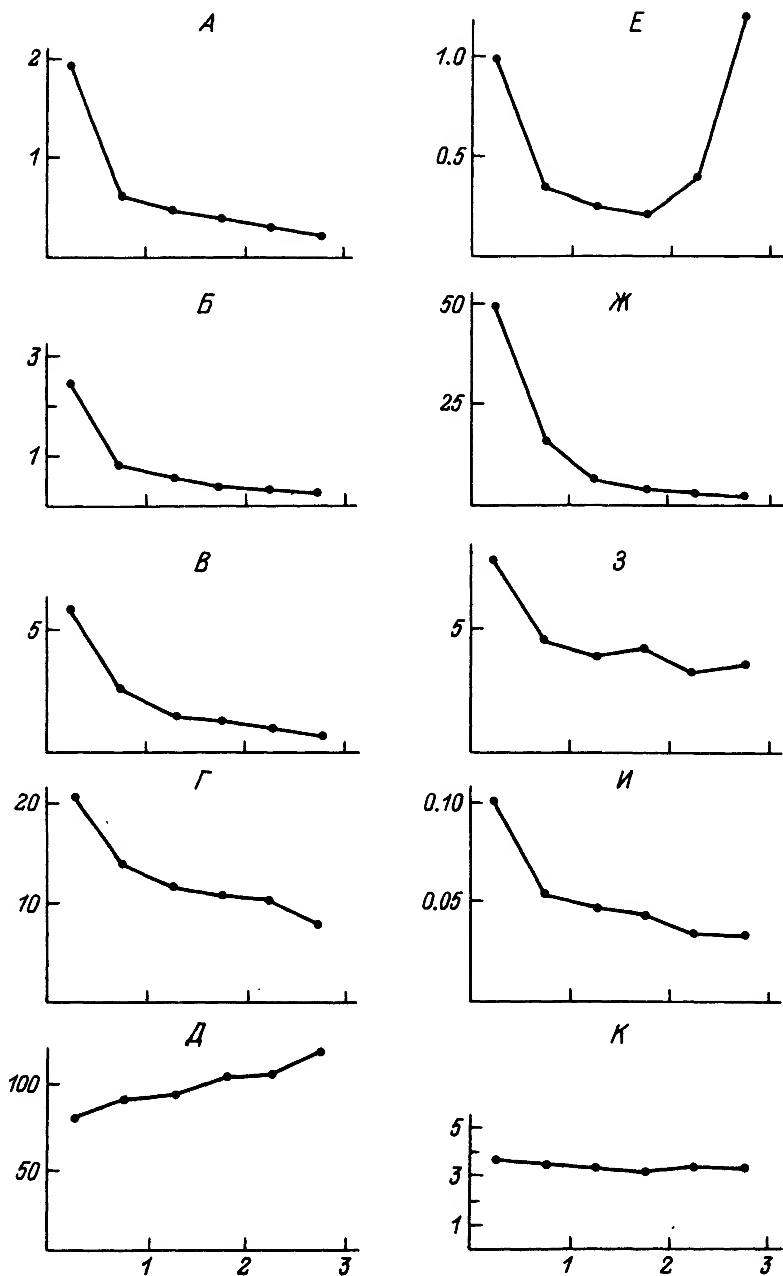


Рис. 1. Зависимость различных признаков подроста от индекса силы влияния древостоя.

По осям абсцисс — сила влияния; по осям ординат — признаки подроста: *А* — высота, м; *Б* — диаметр на высоте 20 см, см; *В* — прирост предпоследнего года в высоту, см; *Г* — возраст, лет; *Д* — отношение высоты к диаметру; *Е* — площадь питания, приходящаяся на одну особь подроста, $м^2$; *Ж* — эффективность использования ресурсов (см. текст), $м^2$/га; *З* — средний прирост в высоту, см/год; *И* — средний прирост по диаметру, см/год; *К* — относительная скорость роста в высоту, %.

Квадраты корреляционных отношений для зависимостей признаков подроста от силы влияния древостоя

Признак	Сила влияния древостоя на подрост			Сила совместного влияния древостоя и крупного подроста на мелкий подрост
	весь	крупный (более 1.3 м)	мелкий (до 1.3 м)	
Высота подроста	0.342*	0.177*	0.152*	0.137*
Диаметр на высоте 20 см	0.321*	0.124*	0.115*	0.104*
Прирост в высоту	0.279*	0.051*	0.121*	0.107*
Возраст	0.327*	0.153*	0.143*	0.130*
Средний прирост в высоту	0.303*	0.157*	0.065*	0.055*
Средний прирост по диаметру	0.300*	0.109*	0.094*	0.082*
Относительная скорость роста в высоту	0.001	0.032*	0.029*	0.008*
Отношение высоты к диаметру	0.118*	0.001	0.101*	0.089*
Площадь питания	0.105*	0.091*	0.133*	0.055*
Эффективность использования ресурсов	0.023*	0.004	0.006	0.008*

Примечание. * Значения достоверны на 1%-м уровне значимости.

можно объяснить снижением его среднего возраста (рис. 1, *Г*), однако это не является единственной причиной изменений, состояние подроста все же ухудшается. Это подтверждается тем, что средние за период роста приросты по высоте и диаметру также снижаются (рис. 1, *З*, *И*). При анализе изменений признаков подроста по отдельным возрастным группам также выявлено снижение высоты, диаметра и прироста в высоту под влиянием взрослых деревьев для одновозрастного подроста. А. А. Листов (1986) также установил снижение этих признаков у одновозрастного подроста под влиянием отдельно стоящих деревьев сосны. Значит, факт отрицательного влияния древостоя на подрост можно считать доказанным. В пользу этого свидетельствует и то, что эффективность использования ресурсов подростом падает при увеличении силы влияния древостоя (рис. 1, *Ж*), однако варьирование данного показателя очень значительно, что приводит к низкому значению корреляционного отношения (см. таблицу).

При усилении влияния древостоя происходит увеличение отношения высоты подроста к его диаметру. Отсюда можно сделать вывод, что одним из факторов влияния является снижение освещенности.

Интересно рассмотреть вопрос о том, почему при увеличении воздействия древостоя происходит снижение среднего возраста подроста. Мы думаем, что при большой силе влияния древостоя подрост попросту погибает, достигнув определенной стадии развития. Чтобы проверить это предположение, мы построили график зависимости максимального возраста подроста от силы влияния древостоя (рис. 2). Оказалось, что если при слабом влиянии подрост может достигнуть 30-летнего возраста, а, скорее всего, может развиваться и дальше, по сути дела

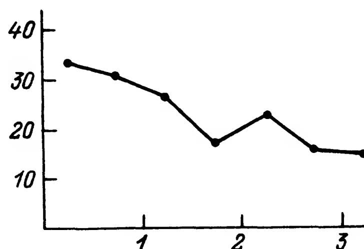


Рис. 2. Зависимость максимального возраста, достигаемого подростом, от силы влияния древостоя. По оси абсцисс — сила влияния; по оси ординат — возраст, лет.

формируя новое поколение древостоя, то при максимальном влиянии древостоя он едва доживает до 15 лет.

Весьма интересен характер изменения плотности подроста при усилении влияния материнского полога (рис. 1, *Е*). Сначала плотность возрастает (на рис. 1, *Е* приведены значения площадей питания деревьев, обратные значению плотности), но при достижении значений силы влияния древостоя ~1.5 начинает резко убывать. Это убывание плотности подроста при усилении влияния взрослых деревьев понятно и объясняется, по-видимому, его большей смертностью в таких условиях. Низкие же значения плотности в области слабого влияния древостоя (до 1), видимо, можно объяснить процессом естественного самоизреживания внутри подроста. Это означает, что при низких величинах индекса влияния материнского полога большое значение приобретают взаимоотношения особей подроста друг с другом, более мелкие экземпляры оказываются под влиянием не только взрослых деревьев, но и крупных особей подроста. Поэтому можно надеяться на то, что при раздельном анализе мелкого и крупного подроста получится более подробная картина взаимоотношений разных поколений деревьев.

Мы разделили весь подрост на две группы — крупный подрост, превышающий по высоте 1.3 м, и мелкий — до 1.3 м. В первой группе оказалось 427 особей, а во второй — 2239. Мелкий подрост встречается во всем диапазоне силы влияния материнского полога, а крупный — лишь в диапазоне от 0.14 до 1.32, поскольку при более сильном влиянии особи подроста не достигают высоты 1.3 м. Квадраты корреляционных отношений для зависимостей различных признаков обеих групп подроста от силы влияния взрослых деревьев приведены в таблице. Эти значения оказываются существенно меньше, чем для совокупного подроста, что объясняется большей представленностью крупного подроста при слабых влияниях. Характер изменения признаков для обеих групп более или менее одинаков и для большинства признаков совпадает с результатами, полученными при рассмотрении всего подроста. Например, кривые изменения диаметров подроста в зависимости от влияния взрослого древостоя приведены на рис. 3, *А*. При этом изменения признаков крупного подроста оказываются более значительными, чем мелкого. По ряду признаков поведение крупного и мелкого подроста различается. Так, относительные скорости роста в высоту для мелкого подроста уменьшаются с увеличением влияния материнского полога, а для крупного — увеличиваются (рис. 3, *Б*). Этот показатель отражает текущее состояние подроста, а для мелкого

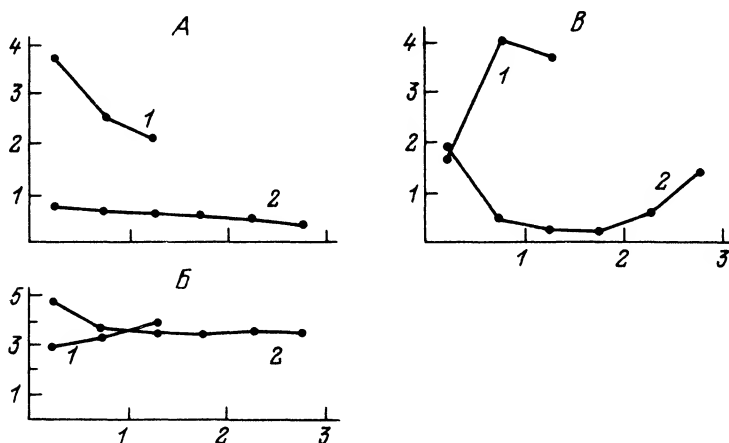


Рис. 3. Зависимость признаков крупного (*1*) и мелкого (*2*) подроста от силы влияния древостоя.

По осям абсцисс — сила влияния; по осям ординат — признаки подроста: *А* — диаметр на высоте 20 см, см; *Б* — относительная скорость роста в высоту, %; *В* — площадь питания, приходящаяся на одну особь подроста, м^2.

подроста просто демонстрирует угнетающее влияние древостоя. Для крупного же подроста текущее влияние древостоя, вроде бы, оказывается благоприятным. Однако дело здесь, по-видимому, не в благоприятствовании, а в конкуренции особей крупного подроста между собой. В области слабого влияния взрослых деревьев наблюдается повышенная плотность крупного подроста (рис. 3, *В*). Это и приводит к снижению текущего прироста крупного подроста, равно как и плотности мелкого (рис. 3). Интересно, что для мелкого подроста не наблюдается снижения текущего прироста в области слабого влияния взрослых деревьев. Видимо, это объясняется влиянием процесса самоизреживания, приводящего как к общему снижению плотности подроста (рис. 1, *Е*), так и к снижению плотности мелкого подроста (рис. 3, *В*) в области незначительного влияния древостоя (до 0.5). Поскольку при изреживании элиминируются наиболее мелкие особи, оставшиеся оказываются менее угнетенными, чем особи, выросшие при большем влиянии древостоя (0.5—1.5), где смыкание крупного подроста и изреживание мелкого практически не выражены (рис. 3). Ясно, что изреживание сосредоточено главным образом среди мелкого подроста и практически не затрагивает крупный, поэтому для крупного подроста наблюдается обратный тренд изменений относительной скорости роста (рис. 3, *Б*). Объединение крупного и мелкого подроста в одну группу приводит к потере зависимости этого показателя от силы влияния древостоя (рис. 1, *К*; см. таблицу).

Таким образом, при слабом влиянии материнского полога происходит некоторое перезагущение подроста, что приводит к более раннему смыканию полога подроста и конкуренции внутри него. В результате особи подроста начинают несколько отставать в росте от особей подроста, выросшего при среднем влиянии (0.7—1.3). Этот процесс начинается, по-видимому, не ранее чем при возрасте подроста 25—30 лет, поскольку средний прирост за весь период роста, как и интегральные показатели (диаметр и высота), у крупного подроста убывает при увеличении силы влияния крупных деревьев. К сожалению, невозможно точно предсказать, как будет происходить этот процесс далее при формировании древостоя нового поколения из подроста. Вполне реальна ситуация, когда наилучшим ростом будут отличаться особи, появившиеся при средних градациях силы воздействия материнского полога, т. е. последний при не очень сильном влиянии (до 1) окажет благоприятное воздействие на формирующийся древостой, ограничив плотность подроста в раннем возрасте.

Поскольку крупный подрост оказывает влияние на мелкий, можно попытаться отразить его влияние совместно с влиянием материнского полога в едином количественном показателе. Наиболее простой путь — это непосредственное включение в вычисление индекса влияния особей крупного подроста. Для этого необходимо знать их диаметр на высоте 1.3 м, т. е. на той высоте, на которой он измерялся у крупных деревьев. Для получения величины диаметра на высоте 1.3 м из имеющейся величины диаметра на высоте 20 см нами были измерены оба эти показателя у 135 особей подроста, растущих в непосредственной близости от первого участка. По этим данным было построено регрессионное уравнение: $Y = -0.82 + 0.912\ X$, где X — диаметр на высоте 20 см, Y — диаметр на высоте 1.3 м. Связь оказалась близкой к функциональной (коэффициент корреляции — +0.989). С помощью этого уравнения были определены диаметры на высоте 1.3 м для крупного подроста.

К сожалению, сделать анализ раздельного влияния крупного подроста и взрослого древостоя было невозможно, поскольку индексы их влияния оказались сильно связанными между собой и сила влияния крупного подроста гиперболически убывала при усилении воздействия материнского полога (рис. 4). Поэтому мы просто использовали сумму этих двух влияний. Использование этой суммы в качестве индекса воздействия на мелкий подрост не увеличило тесноты связи (см. таблицу), но изменило характер кривых зависимостей признаков подроста от силы влияния древостоя. Признаки подроста теперь фактически не

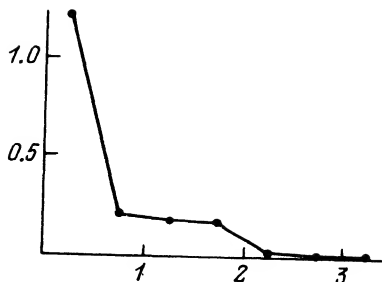


Рис. 4. Зависимость силы влияния крупного подроста от силы влияния взрослого древостоя.

По оси абсцисс — сила влияния древостоя; по оси ординат — сила влияния крупного подроста.

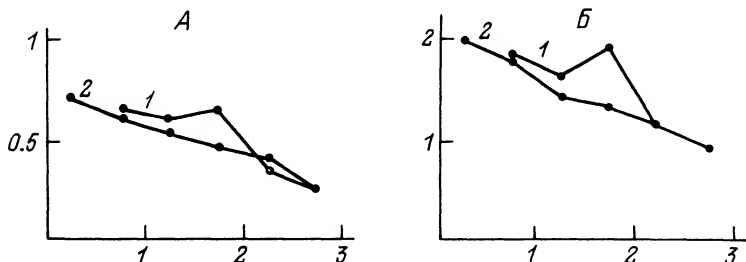


Рис. 5. Зависимость признаков мелкого подроста от силы влияния материнского полога с учетом (*1*) и без учета (*2*) силы влияния крупного подроста.

По осям абсцисс — сила влияния; по осям ординат — признаки мелкого подроста: *А* — диаметр на высоте 20 см, см; *Б* — прирост предпоследнего года в высоту, см.

изменяются в диапазоне силы влияния до 2, а затем резко уменьшаются с усилением воздействия. Примеры зависимостей для диаметра и прироста в высоту показаны на рис. 5. Такая форма кривой, на наш взгляд, имеет больше биологического смысла, чем непрерывное уменьшение показателей, наблюдаемое при анализе влияния взрослого древостоя отдельно (рис. 1, 5). Она означает, что существует некоторое пороговое значение силы влияния (~2), которое необходимо для того, чтобы подрост отреагировал на него, а по достижении этого порога усиление влияния старших деревьев ведет к ухудшению состояния подроста. Однако тот факт, что теснота связи не увеличивалась при использовании суммарного показателя, позволяет рассматривать его лишь как очень грубое приближение действительной силы влияния. По-видимому, простое суммирование сил влияния крупного подроста и древостоя не является корректной операцией, необходим более тонкий анализ. Это объясняется в основном двумя причинами. Во-первых, взаимодействие особей подроста друг с другом носит принципиально иной характер, чем их взаимодействие с материнским пологом, хотя и протекает на фоне влияния последнего (Goff, West, 1975; Ипатов, Тархова, 1975). Во-вторых, эколого-физиологические особенности сосны в большей степени могут зависеть от возраста дерева, нежели от его размеров (Бузыкин и др., 1991), и эдификаторная роль сосны может увеличиваться с возрастом (Котов, 1983). Возможно также, что для характеристики влияния подроста необходим какой-либо другой индекс, ибо «. . . в разных условиях . . . наиболее адекватно отражать величину эдификаторного воздействия будут разные виды функций» (Маслов, 1989 : 90). Поэтому результаты, касающиеся совместного воздействия крупного подроста и древостоя, следует рассматривать лишь как предварительные и требующие проверки.

Теперь рассмотрим вопрос о механизмах влияния материнского полога на подрост. Согласно литературным данным, существуют два основных механизма —

корневая конкуренция со стороны взрослого древостоя (Карпов, 1955; Карманова, 1969; Рысин, 1970; Санников, Санникова, 1985; Листов, 1986) и затенение (Злобин, 1960; Карманова, 1969; Санников, Санникова, 1985). Применительно к взаимодействию древостоя с подростом в сосняках наиболее распространено мнение о превалирующей роли корневой конкуренции (Санников, Санникова, 1985; Листов, 1986). Не исключена и роль аллелопатии (Прокушин и др., 1989). Наши данные показывают, что угнетение подроста под пологом взрослого насаждения хотя бы частично объясняется затенением со стороны последнего, поскольку отношение высоты подроста к его диаметру возрастает. Это, скорее всего, является адаптивной реакцией на снижение освещенности. Хотя сходная реакция наблюдается и при улучшении условий влагообеспечения (Коротаев, 1992), трудно представить себе механизм, благодаря которому под влиянием материнского древостоя улучшалась бы влагообеспеченность, поскольку при корневой конкуренции должно наблюдаться ее снижение. Улучшение режима влажности может происходить за счет изменения условий микроклимата, но это опять же связано с затенением материнским пологом. Таким образом, одним из каналов воздействия древостоя на подрост, безусловно, является затенение.

В заключение сформулируем основные результаты исследования. При распаде материнского полога соснового древостоя происходит постепенное ослабление его влияния. Еще при достаточно сильном его воздействии под ним появляется довольно обильный сосновый подрост. Пока влияние распадающегося древостоя еще сильно, подрост обречен на гибель и редко доживает до 15 лет. Это происходит, вероятно, вследствие повышения его требовательности к свету (Рысин, 1970). При дальнейшем ослаблении влияния плотность подроста увеличивается, жизненное состояние улучшается, появляется возможность его нормального развития, что приводит к формированию нового поколения древостоя. Несильное влияние материнского полога может благоприятно сказываться на развитии древостоя, не позволяя подросту появиться в избыточных количествах. При формировании нового древостоя крупные особи подроста сами начинают оказывать неблагоприятное воздействие на мелкие. По-видимому, при достаточном развитии крупного подроста это влияние столь сильно, что новый подрост появиться уже не может. Этим и объясняется четкое чередование поколений сосны на больших площадях.

Авторы выражают благодарность Н. В. Лычаной и В. Ю. Крючковой за помощь в сборе полевого материала, Д. Е. Соловьеву за помощь при камеральной обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бузыкин А. И., Исмагилов А. М., Суворова Г. Г., Щербатюк А. С. Оценка продуктивности деревьев и древостоев // Лесоведение. 1991. № 6. С. 16—25. — *Георгиевский А. Б.* Фаза окон в коренных еловых лесах южной тайги // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 52—62. — *Злобин Ю. А.* Отношение елового подроста к свету // Биол. науки. 1960. № 4. С. 145—148. — *Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 2. С. 184—195. — *Ипатов В. С.* Опыт статистической оценки взаимодействия между деревьями в чистых и смешанных синузиях сосны и ели // Биоценотические отношения организмов. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. С. 29—44. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Функциональный подход к синузии // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 470—477. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Ценоэлементы в растительном покрове // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 580—586. — *Ипатов В. С., Тархова Т. Н.* Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1237—1250. — *Карманова И. В.* О конкурентном воздействии надземных и подземных частей древостоя на рост подроста // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л.: Наука, 1969. С. 68—79. — *Карпов В. Г.* О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 3. С. 376—401. — *Коротаев А. А.* Влияние режима увлажнения почвы на соотношение массы подземных и надземных частей сеянцев

сосны обыкновенной // Лесоведение. 1992. № 3. С. 69—77. — *Котов С. Ф.* Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 2. С. 235—240. — *Котов С. Ф.* Количественная оценка эдификаторной роли древесных видов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 1. С. 39—48. — *Листов А. А.* Боры-беломошники. М.: Агропромиздат, 1986. 181 с. — *Маслов А. А.* О совместном применении метода блоков и метода главных компонент для анализа мозаичности лесных сообществ. 3. Идентификация осей фитоценотическими факторами // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 89—95. — *Норин Б. Н.* Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 9. С. 1161—1174. — *Норин Б. Н.* Структурно-функциональная организация фитоценозов // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 525—536. — *Прокушин С. С., Каверзина Л. Н., Климова Л. С.* Действие корневых экзометаболитов деревьев сосны на минеральное питание подроста // Лесоведение. 1989. № 3. С. 45—51. — *Рысин Л. П.* Влияние лесной растительности на естественное возобновление древесных пород под пологом леса // Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ его роста. М.: Наука, 1970. С. 7—53. — *Санников С. Н., Санникова Н. С.* Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 190 с. — *Bray J. R.* Gap phase replacement in a mapple-basswood forest // Ecology. 1956. Vol. 37. N 3. P. 598—600. — *Clark P. J., Evans F. C.* Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations // Ecology. 1954. Vol. 35. N 4. P. 445—453. — *Daniels R F.* Simple competition indices and their correlation with annual loblolly pine tree growth // Forest Sci. 1976. Vol. 22. N 4. P. 454—456. — *Daniels R. F., Burkhart H. E., Clason T. R.* A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees // Can. J. Forest Res. 1986. Vol. 16. N 6. P. 1230—1237. — *Goff F. G., West D.* Canopy-understory interaction effects on forest population structure // Forest Sci. 1975. Vol. 21. N 2. P. 98—108. — *Hegyi F.* A simulation model for managing jack-pine stands // Growth models for tree and stand simulation. Stockholm, 1974. P. 74—90. — *Leemans R.* Sapling establishment patterns in relation to light gaps in the canopy of two primeval pine-spruce forests in Sweden // Spatial processes in plant communities. Praha, 1990. P. 111—120. — *Lieberman M., Lieberman D., Peralta R.* Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 550—552. — *Payandeh B., Ek A. R.* Distance methods and density estimators // Can. J. Forest Res. 1986. Vol. 16. N 5. P. 918—924. — *Platt W. J., Strong D. R.* Treefalls gaps and forest dynamics // Ecology. 1989. Vol. 70. N 3. P. 535—576. — *Publicover D. A., Vogt K. A.* Canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests — a comment // Ecology. 1991. Vol. 72. N 4. P. 1507—1510. — *Remmert H.* Was geschieht im Klimax-Stadium? Ökologishes Gleichgewicht durch Mosaik aus desynchronen Zyklen // Naturwiss. 1985. Bd 72. H. 10. S. 505—512. — *Shugart H. H.* Dynamic ecosystem consequences of tree birth and death patterns. A set of computer models predicts long-term behavior of forests // BioSci. 1987. Vol. 37. N 8. P. 596—602. — *Thompson H. R.* Distribution of distance to *n*-th neighbour in a population of randomly distributed individuals // Ecology. 1956. Vol. 37. N 2. P. 391—394.

С.-Петербургский государственный университет

Получено 20 XI 1992

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.9(571.66)
© 1993

Н. А. Шаульская

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ДЛЯ ЮЖНО-КАМЧАТСКОГО РЕСПУБЛИКАНСКОГО ЗАКАЗНИКА ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

N. A. SHAULSKAJA. THE SPECIES OF VASCULAR PLANTS, NEW AND RARE FOR SOUTH KAMCHATKA RESERVE

Указаны новые местонахождения 96 редких для юга Камчатской обл. сосудистых растений. Из них 5 видов собраны на Камчатке впервые. Приведены данные о биотопах, встречаемости, жизненных формах растений, о принадлежности их к экологическим группам, долготным и широтным географическим элементам.

В течение 5 полевых сезонов (1986—1990 гг.) мы проводили инвентаризацию флоры сосудистых растений Южно-Камчатского республиканского заказника. Нами было пройдено 4037 км маршрутов, обследовано 44 флористических пункта, собрано 8310 гербарных листов (25 352 образца).

Всего для Южно-Камчатского заказника нами выявлено 588 видов сосудистых растений из 64 семейств и 246 родов, 573 вида подтверждены гербарными сборами, 15 видов указаны в литературных источниках. Впервые на этой территории собрано 270 видов растений, из них 5 — новые виды для Камчатской обл.

Далее приведены данные о 96 видах редких растений, не указанных в крупных флористических сводках (Hulten, 1927—1930; Комаров, 1927—1930; Определитель ..., 1981; Ворошилов, 1982; Сосудистые . . ., 1985—1989), а также в сообщениях В. В. Якубова (1983) и А. Е. Кожевникова (1984).

Пункты флористических исследований в заказнике перечислены в порядке их посещения (см. рисунок). Гербарные образцы указанных растений хранятся в коллекции Кроноцкого заповедника, дубликаты переданы в гербарий Биолого-почвенного института ДВО РАН. В предлагаемом перечне растения расположены по системе Энглера. Новые для Камчатской обл. виды отмечены звездочкой.

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам БПИ С. С. Харкевичу, В. В. Якубову, А. Е. Кожевникову и Н. С. Пробатовой за помощь в определении гербария.

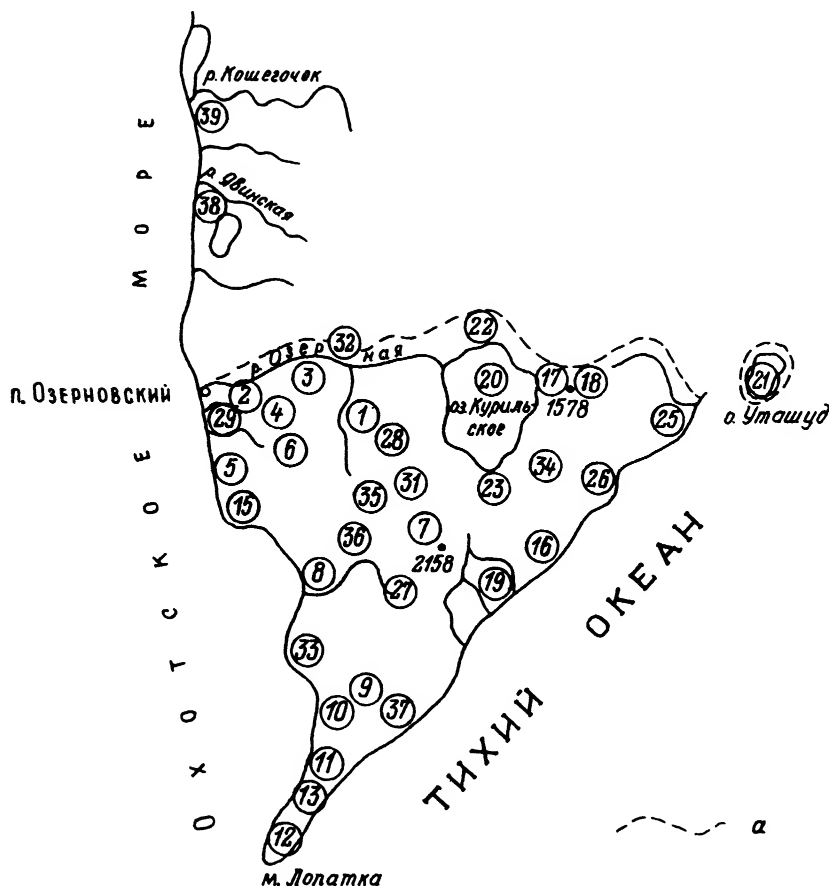
ПЕРЕЧЕНЬ ОБСЛЕДОВАННЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ РАЙОНОВ

На территории Южно-Камчатского республиканского заказника

1 — бассейн р. Паужетки
2 — р. Озерная, поселок, с. Запорожье
3 — Горячие Ключи
4 — гора Черная
5 — Третья речка
6 — Жмутский и Бондаревский перевалы
7 — вулкан Камбальный
8 — бассейн р. Камбальной
9 — реки Лысая и Первая

10 — горы Лысая и Сопочная
11 — мыс Второй
12 — мыс Лопатка, южная оконечность
13 — гора Плоская
14 — Нижне-Кошелевские горячие источники
15 — мыс Сивучий, горы Баба и Дед
16 — ручей Водопадный
17 — оз. Курильское, бухта Теплая
18 — вулкан Ильинский
19 — мыс Трехполосный
20 — оз. Курильское, о-ва Саманг
21 — о-в Уташуд
22 — оз. Курильское, бухта Северная
23 — оз. Курильское, р. Кирашутка
24 — исток р. Озерной
25 — бассейн р. Ильинской
26 — мыс Филюшова
27 — оз. Камбальное
28 — гора Скалистая, ручей Трудный
29 — Первая речка
30 — среднее течение р. Озерной
31 — гора Неприятная, Дикий гребень
32 — гора Орлиное Крыло
33 — мыс Камбальный, гора Мошковская
34 — гора Ушастый Камень
35 — вулкан Кошелева

36 — реки Теплая и Гротовая
37 — бухта Три Сестры



Распространение редких видов сосудистых растений на территории Южно-Камчатского республиканского заказника.

а — граница заказника; цифры в кружках (*1—39*) — пункты флористических исследований (см. в тексте).

На сопредельной территории

38 — р. Явинская, оз. Явинское *39* — р. Кошегочек

Woodsia ilvensis (L.) R. Br. Сухие скалы южной экспозиции (*7, 32*). Редко. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. Ксеропетрофит, гемикриптофит.

Botrychium boreale Milde. Нагорные тундры, нивальные лужайки (*7*). Очень редко. Циркумполярный гипоарктический вид. Психрофит, гемикриптофит.

B. lanceolatum (S. G. Gmel.) Ångstr. Шлаковые поля, разнотравные луга (*4, 17, 18*). Спорадически. Циркумполярный бореальный вид. Мезофит, гемикриптофит.

Ophioglossum thermale Kom. У горячих источников по р. Паужетке на верхнем фумарольном поле (*1*). Очень редко. Вид занесен в книгу «Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана» (Харкевич, Качура, 1981). Дальневосточный океанический бореальный вид. Термогигрофит, гемикриптофит.

Diphasiastrum sitchense (Rupr.) Holub. Приморские террасы, горные лишайниковые тундры, в подгольцовом и гольцовом поясах, открытые каменистые участки (*7, 31*). Редко. Северопритихоокеанский гипоарктоальпийский вид. Психрофит, хамефит.

Huperzia petrovii Sipl. Шлаковые поля, арктические тундры (*7*). Редко. Циркумполярный арктоальпийский вид. Криофит, хамефит.

Lycopodium lagopus (Laest.) Zinserl. ex Kuzen. Вересковые тундры (*4*). Редко. Почти циркумполярный гипоарктический подвид. Мезофит, хамефит.

**Isoëtes maritima* Underw. В пресноводных озерах, на заиленных берегах озер, в устьях рек урочища Явино (*38*). Очень редко. Северотихоокеанский бореальный вид. Гидрофит. Занесен в «Красную книгу СССР» (1984). Собран на сопредельной территории.

Potamogeton berchtoldii Fieb. Мелководные озера, лагуны, речные протоки (*4, 23*). Редко. Циркумполярный бореальный вид. Гидрофит.

P. praelongus Wulf. В воде озер (*27*). Редко. Циркумполярный бореальный вид. Гидрофит.

P. pusillus L. В мелких озерках и мочажинах (*2, 4*). Редко. Циркумполярный плюризональный вид. Гидрофит.

Sagittaria natans Pall. На отмелях рек, в мелких озерах (*39*). Очень редко. Собран на сопредельной территории. Евразиатский бореальный вид. Гидрофит.

Calamagrostis lapponica (Wahlenb.) C. Hartm. В зарослях кедрового стланика в сухих горных тундрах, на каменистых склонах и гольцах (*8*). Редок. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. Психрофит, гемикриптофит.

C. sachalinensis Fr. Schmidt. Каменноберезовые леса, скалы (*3, 20, 23*). Редко. Курило-камчатский эндемик. Бореально-монтанный вид. Ксеропетрофит, гемикриптофит.

C. tenuis V. Vassil. Влажные луга, болота, по берегам озер (*8, 22*). Редко. Дальневосточный гипоарктический вид. Гигрофит, гемикриптофит. Эндемик.

Deschampsia glauca C. Hartm. Нивальные лужайки, каменистые склоны, галечники рек и ручьев (*1, 5, 7, 14, 28, 31, 35*). Нередко. Циркумполярный арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

Hierochloë pauciflora R. Br. Сфагновые болота (*8*). Очень редко. Евразиатский арктоальпийский вид. Гигрофит, гемикриптофит.

Poa angustifolia L. Приречные луга, у дорог и жилья (*1, 3*). Адвентивный. Циркумполярный бореальный вид. Мезофит, гемикриптофит.

P. beringiana Probatova. На болотах (*36*). Редко. Камчатско-чукотский гипоарктический вид. Мезопетрофит, гемикриптофит. Эндемик.

P. paucispicula Scribn. et Merr. Берега горных ручьев, по краям стаявших снежников (*1*). Редко. Азиатско-американский арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

Carex aquatilis subsp. *stans* (Drej.) Hult. Тундровые осоковые и осоково-пушицевые болота, берега водоемов, сырые моховые тундры (*8*). Редко. Циркумполярный гипоарктический вид. Гигрофит, гемикриптофит.

C. chordorrhiza Ehrh. Моховые и мохово-осоковые болота (*8*). Редко. Циркумполярный арктобореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

C. diastena V. Krecz. Сырые луга, осоковые болота (*4*). Редко. Камчатско-северокурильский гипоарктический вид. Гигрофит, гемикриптофит. Субэндемик.

**C. flavocuspis* Franch. et Savat. Горные тундры, нивальные лужайки, по ручьям (*14*). Редко. Азиатско-американский (с дальневосточной группой) гипоарктический вид. Психрофит, гемикриптофит.

C. kamtchatica Gorodk. (=*C. soczavaena* (Gorodk.) V. Krecz.). Сырые луга и заболоченные тундры (*6, 12*). Редко. Гипоарктический вид. Психрофит, гемикриптофит. Эндемик п-ова Камчатка.

C. lasiocarpa Ehrh. Заболоченные берега рек и озер, тундры, сырые осоковые луга (*8*). Очень редко. Циркумполярный бореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

C. loliacea L. Болота, старицы рек (*2, 23*). Редко. Циркумполярный бореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

C. nemurensis Franch. Болота, берега рек и озер (*2*). Редко. Камчатско-охотский бореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

C. rariflora (Wahlenb.) Smith. Осоково-моховые болота и тундры (*6, 8, 12, 29, 36*). Часто. Циркумполярный арктоальпийский вид. Гигрофит, гемикриптофит.

C. rotundata Wahlenb. Сфагновые болота, сырые моховые тундры (*8, 36*). Редко. Циркумполярный арктобореально-монтанный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

C. stylosa C. A. Mey. Нагорные щебнистые и заболоченные тундры (*7*). Редко. Дальневосточно-американский арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

C. williamsii Britt. Моховые болота, у ручьев в моховой тундре (*8*). Редко. Восточносибирский, дальневосточно-американский вид. Психрофит, гемикриптофит.

* *Juncus triceps* Rostk. Горные и заболоченные тундры, сырые луга (*12*). Редко. Азиатский бореально-монтанный вид. Гигрофит, гемикриптофит. Собран впервые на Камчатке.

J. triglumis L. Окраины снежников, нивальные лужайки (*12, 27*). Редко. Циркумполярный арктоальпийский вид. Гигрофит, гемикриптофит.

Luzula parviflora (Ehrh.) Desv. Тундровые ивняки, берега ручьев и рек, заросли кустарников (*14, 25*). Редко. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. Мезофит, гемикриптофит.

L. piperi (Cov.) Jones. Влажные и заболоченные лужайки, скалы, горные тундры (*3, 7, 14, 31*). Редко. Северокурильско-южноберингийский гипоарктоальпийский вид. Психрофит, гемикриптофит.

L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil. Сухие щебнистые моховые и кустарниковые тундры, скалы (*14, 15, 31*). Редко. Азиатско-американский арктоальпийский вид. Психрофит, гемикриптофит.

Lloydia triflora (Ledeb.) Baker. Приречные разнотравные луга, в зарослях крупнотравья (*4, 5*). Редко. Дальневосточный неморальный вид. Мезофит, криптофит.

Corallorhiza trifida Chatel. Сфагновые болота, каменноберезняки (*8*). Очень редко. Циркумполярный бореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

Cypripedium yatabeanum Makino. Каменноберезовые леса, сфагновые болота, опушки зарослей кедрового стланика (*5, 33, 36, 37*). Северопритихоокеанский бореальный вид. Мезофит, криптофит. Занесен в сводку С. С. Харкевича, Н. Н. Качура (1981).

Malaxis monophyllos (L.) Sw. На луговых склонах среди крупнотравья, у горных ручьев, в каменноберезовых лесах (*1, 2, 4, 12*). Редко. Циркумполярный бореальный вид. Мезогигрофит, гемикриптофит.

Platanthera chorisiana (Cham.) Reichenb. Каменноберезовые леса, разнотравные луга, заросли крупнотравья (*2, 4, 24*). Редко. Сахалинско-японско-камчатско-алеутский бореальный вид. Мезофит, криптофит.

P. ditmariana Kom. Приречные террасы, разнотравные луга, тундры, заросли крупнотравья (*2, 5*). Спорадически. Сахалинско-японско-камчатско-алеутский бореальный вид. Мезофит, криптофит.

P. tipuloides (L. fil.) Lindl. Окраины болот, шикшево-голубичные тундры (*2, 4, 9, 23, 25, 33*). Часто. Азиатско-американский, восточносибирско-западноамериканский бореальный вид. Гигрофит, криптофит.

Salix crassijulis Trautv. Болота, нагорные тундры (*6, 8, 12, 14, 17, 25, 35*). Часто. Северопритихоокеанский гипоарктоальпийский вид. Психрофит, хамефит.

S. fuscescens Anderss. Сфагновые болота, заболоченные луга (*2, 8, 23, 36*). Часто. Азиатско-американский арктобореальный вид. Гигрофит, хамефит. Указывался E. Hulten (1928) для рек Явина и Кошегочек, севернее заказника.

S. polaris Wahlenb. Горные тундры, на месте стаявших снежников (*7, 14, 27, 31, 34*). Часто. Циркумполярный арктоальпийский вид. Психрогигрофит, хамефит.

S. sphenophylla A. Skvorts. Сухие приречные луга, вересковые и лишайниковые тундры (*6, 12, 23, 31*). Нечасто. Азиатско-американский арктоальпийский вид. Психрофит, хамефит.

Bistorta plumosa (Small.) D. Löve. Горные щебнистые тундры, перевалы (*10*). Редко. Восточносибирско-северопритихоокеанский арктоальпийский вид. Психрофит, криптофит.

Koenigia islandica L. На галечных отмелях, по берегам ручьев (*8, 12, 13*). Редко. Циркумполярный арктоальпийский вид. Психрогигрофит, терофит.

Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht. Щебнистые тундры, сухие склоны, скалы (*7, 12, 13, 28*). Редко. Азиатско-американский гипоарктоальпийский вид. Ксеропетрофит, гемикриптофит.

C. fischeranum Ser. Скалы и галечники морского берега. Только в приморской зоне (*13*). Редко. Северопритихоокеанский арктобореальный вид. Галофит, гемикриптофит.

Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov. Горные тундры, каменистые склоны (*9, 34*). Спорадически. Циркумполярный арктоальпийский вид. Криофит, гемикриптофит.

Minuartia verna (L.) Hiern. Горные тундры (*1, 7*). Редко. Евразиатский гипоарктомонтанный вид. Криофит, гемикриптофит.

**Stellaria alsine* Grimm. На отмелях, в устьях рек (*36*). Очень редко. Циркумполярный бореальный вид. Мезогигрофит, гемикриптофит.

S. eschscholtziana Fenzl. Скалы, каменистые склоны, щебнистые осыпи, горные тундры (*7, 18, 28, 31, 34*). Нечасто. Дальневосточный гипоарктоальпийский вид. Психрофит, гемикриптофит.

Anemonoides debilis (Turcz.) Holub (=*Anemone debilis* Fisch. ex Turcz.). Вересковые тундры, берега рек (*2, 4*). Редко. Охотско-камчатский бореальный вид. Мезофит, криптофит.

Ranunculus eschscholtzii Schlecht. Нивальные лужайки, берега горных ручьев (*7, 31*). Очень редко. Северопритихоокеанский гипоарктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

R. hyperboreus Rottb. На сырых лугах, по берегам рек, в мочажинах (*2, 23, 27, 29, 36*). Нечасто. Циркумполярный гипоарктический вид. Гигрофит, гемикриптофит.

R. pygmaeus Wahlenb. Берега горных ручьев, нивальные лужайки, окраины снежников (*3, 7, 8, 15, 27, 31, 34*). Нечасто. Циркумполярный арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

R. reptans L. Пересохшие озерки, днища мочажин, осоковые болота (*2, 8, 36*). Редко. Циркумполярный арктобореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch. В реках и ручьях (*8, 12, 13, 21, 27*). Нечасто. Циркумполярный плюризональный вид. Гидрофит.

Thalictrum sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Mey. Горные луга, подножия скал, берега рек и озер (*2, 4, 14*). Редко. Восточносибирско-дальневосточно-американский арктобореальный вид. Мезогигрофит, гемикриптофит.

**Papaver somniferum* L. На отвалах карьеров у поселка (*2*). Занесенный. Циркумполярный плюризональный вид. Мезофит, терофит.

Cardamine bellidifolia L. Щебнистые тундры высокогорья, шлаковые поля, россыпи камней (*6, 7, 15, 18, 31, 34*). Спорадически. Циркумполярный аркто-альпийский вид. Психропетрофит, гемикриптофит.

Draba juvenilis Kom. Каменистые склоны в верховьях рек (*28*). Очень редко. Азиатско-американский, восточносибирско-дальневосточный арктоальпийский вид. Мезопетрофит, гемикриптофит.

Subularia aquatica L. Глинистые днища пересыхающих озер (*2, 8*). Редко. Циркумполярный бореальный вид. Гидрофит, терофит.

Drosera anglica Huds. Моховые болота (*1*). Редко. Циркумполярный бореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

Sedum telephium L. Береговые скалы и обрывы (*30*). Редко. Евразиатский бореальный вид. Ксеромезофит, гемикриптофит.

Saxifraga bracteata D. Don. Скалы морского берега, на мысах (*5, 33*). Редко. Северопритихоокеанский арктобореальный вид. Галофит, гемикриптофит.

S. foliolosa R. Br. Берега горных ручьев, сырые суглинистые склоны у снежников (*7*). Очень редко. Циркумполярный арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

S. insularis (Hult.) Sipl. Щебнистые тундры вулканов, по сырым ложбинам и руслам ручьев (*14*). Редко. Северопритихоокеанский гипоарктомонтанный вид. Мезопетрофит, гемикриптофит.

S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky. Берега горных ручьев, нивальные лужайки (*3, 28, 34, 35*). Северопритихоокеанский арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

Crataegus chlorosarca Maxim. Парковые каменноберезовые леса (*1*). Очень редко. Камчатско-японско-сахалинский бореальный вид. Мезофит, фанерофит.

Potentilla megalantha Takeda. Восточное побережье, скалы морского берега (*25*). Редко. Сахалинско-японско-камчатский бореальный вид. Галофит, гемикриптофит.

Oxytropis strobilacea Bunge. Щебнистые тундры (*11*). Редко. Эндемик п-ова Камчатка. Гипоарктический вид. Психрофит, гемикриптофит.

Viola langsdorfii Fisch. ex Ging. На лугах, осоковых болотах, в смешанных лесах на открытых участках (*4*). Редко. Сахалинско-японско-камчатский бореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

Pyrola faurieana Andres. Приморские шикшевники, каменноберезовые леса, кустарниковые тундры, травянистые склоны (*2, 4, 12, 24, 30*). Нечасто. Сахалинско-японско-камчатский бореально-монтанный вид. Мезофит, гемикриптофит.

Gentiana zollingeri Fawc. Сухие каменистые лужайки в поймах рек (*1*). Очень редко. Дальневосточный неморальный вид. Ксеромезофит, терофит.

Polemonium boreale Adam. Скалы и каменистые склоны приморских террас, осыпи (*7, 28, 32*). Редко. Северопритихоокеанский бореально-монтанный вид. Психрофит, гемикриптофит.

Limosella aquatica L. Глинисто-песчаные берега рек и озер (*8, 12, 26, 30*). Редко. Циркумполярный бореальный вид. Мезогигрофит, гемикриптофит.

Pedicularis adunca Bieb. ex Stev. Сфагновые и осоково-сфагновые болота (*36*). Редко. Восточносибирско-дальневосточный бореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

Pinquicula vulgaris L. subsp. *macroceras* (Link.) Calder et Taylor. Нагорные тундры (*34*). Очень редко. Циркумполярный бореально-монтанный вид. Психрофит, гемикриптофит.

Utricularia vulgaris L. Болота, мелководные озерки со стоячей водой (*8*). Редко. Циркумполярный бореально-монтанный вид. Гидрофит.

Valeriana capitata Pall. ex Link. Глинистые берега рек (*10, 12*). Редко. Циркумполярный арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

Lobelia sessilifolia Lamb. На болотах (*8*). Очень редко. Восточносибирско-дальневосточный бореальный вид. Гигрофит, гемикриптофит.

Achillea nigrescens (E. Meyer) Redb. Сухие луга, обочины дорог, южные склоны, приречные террасы (*2*). Редко. Циркумполярный гипоарктомонтанный вид. Мезоксерофит, гемикриптофит.

Artemisia opulenta Pamp. Каменноберезовые леса, луга, берега рек, ручьев и озер (*1, 2, 23, 24*). Нечасто. Камчатско-курило-северояпонский бореальный вид. Мезофит, гемикриптофит.

Aster sibiricus L. Щебнистые горные склоны, скалы у истоков рек (*28*). Очень редко. Евразиатско-западноамериканский арктобореальный вид. Ксеромезофит, гемикриптофит.

Erigeron caespitans Kom. Разнотравные луга, берега рек и озер (*8*). Редко.

E. komarovii Botsch. Каменистые лужайки в подгольцовом и гольцовом поясах, горные тундры (*7, 28*). Очень редко. Азиатский арктоальпийский вид. Психрофит, гемикриптофит.

Ixeris repens (L.) A. Gray. Пески морского берега (*5*). Очень редко. Дальневосточный плюризональный (океанический) вид. Галофит, гемикриптофит.

Saussurea nuda Ledeb. Мокрые тундры, горные луга (*8, 12, 14*). Редко. Северопритихоокеанский арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикрип-тофит.

Senecio resedifolius Less. Щебнистые горные тундры, в истоках ручьев (*28*). Очень редко. Азиатско-американский арктоальпийский вид. Психрогигрофит, гемикриптофит.

Taraxacum alaskanum Rydb. Гольцы высокогорий, шлаковые поля, нивальные лужайки (*2, 18*). Редко. Азиатско-американский, дальневосточно-западноамериканский арктоальпийский вид. Психрофит, гемикриптофит.

T. rubiginans Dahlst. Нивальные лужайки, низкотравные луга, галечники вдоль горных ручьев (*22*). Очень редко. Камчатский эндемичный гипоарктоальпийский вид. Психрофит, гемикриптофит.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Кожевников А. Е.* Новые и редкие виды сосудистых растений флоры полуострова Камчатка // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 11. С. 1555—1562. — *Комаров В. Л.* Флора полуострова Камчатки. Л.: Изд-во АН СССР, 1927. Т. 1. 339 с.; 1929. Т. 2. 369 с.; 1930. Т. 3. 210 с. — *Красная* книга СССР. Т. 2. М.: Лесная пром-ть, 1984. 478 с. — *Определитель* сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука, 1981. 412 с. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 398 с.; 1987. Т. 2. 444 с.; 1988. Т. 3. 418 с.; 1989. Т. 4. 379 с. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с. — *Якубов В. В.* Находки редких и новых для Камчатской области видов сосудистых растений в Кроноцком государственном заповеднике // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 5. С. 678—679. — *Hulten E.* Flora of Kamchatka and the adjacent Island // Kungl.-Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. Ser. 3. 1927. Vol. 5. N 1. 346 p.; 1928. Vol. 5. N 2. 218 p.; 1929. Vol. 8. N 1. 213 p.; 1930. Vol. 8. N 2. 350 p.

Кроноцкий государственный биосферный заповедник
Елизово, Камчатская обл.

Получено 10 III 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941 : 002.01 : 581.5(084.3-321)
© 1993

Иван Бондев. Растителността на България. Карта в М. 1 : 600 000 с обяснителен текст. — София: Изд-во ун-та им. К. В. Охридского, 1991. 183 с. (Иван Бондев. Растительность Болгарии. Карта М. 1 : 600 000 и пояснительный текст. 1991)

Z. V. KARAMISHEVA. *IVAN BONDEV.* THE VEGETATION OF BULGARIA. 1991

Ботанико-географическая и картографическая литература пополнилась новым интересным изданием: вышла в свет книга о растительности Болгарии, в приложении к которой помещена карта растительности М. 1 : 600 000. Это по существу первая монография о современном растительном покрове этой балканской страны. Автором книги и карты является И. Бондев — известный знаток растительности и флоры Болгарии, опубликовавший большое количество статей, посвященных широкому кругу проблем ботанической географии Болгарии: характеристике флоры и растительности отдельных регионов и заповедных территорий; анализу состава и географии основных типов растительных сообществ; вопросам высотно-поясной дифференциации растительного покрова и его ботанико-географическому районированию и т. д. Существен также вклад И. Бондева в картографирование растительности страны. Им составлены среднемасштабные карты растительности основных округов Болгарии и издана первая подробная обзорная Карта растительности Болгарии (Атлас БНР, 1973). Все эти материалы обобщены и проанализированы в новых монографии и карте.

В первых трех небольших разделах книги[1] кратко обсуждаются некоторые общие проблемы геоботанического картографирования: значение картографического метода для геоботанических и экологических исследований; существующие типы карт растительности; современное состояние картографирования в разных странах, особенно в бывшем Советском Союзе, где осуществлены глубокие и разнообразные теоретические и методические разработки, и во Франции, где сложилась своя оригинальная картографическая школа. Автор проследил историю развития геоботанического картографирования в Болгарии, отметив, что разработка первых универсальных геоботанических карт относится к началу 60-х годов. Карты, созданные ранее в разные годы Л. Адамовичем, Д. Йордановым, Б. Стефановым, Н. Стояновым и др., на которых показаны или ареалы лесообразующих пород, или региональные подразделения растительности (высотные или климатические пояса растительности и т. д.), или очень схематично — основные типы растительных сообществ, автор рассматривает как фитогеографические. Нам представляется несколько условным данное деление и кажется более логичным, как это принято в русской картографической школе, использование понятий об универсальных и специализированных картах растительности.

[1] Книга не разделена на главы.

Небольшие разделы книги посвящены этапам работы над картой, методам картографирования, а также принципам составления легенды, где дано объяснение структуры легенды, перечислены основные ее подразделения и отмечены особенности красочного оформления карты.

Довольно обширная часть текста содержит характеристику природных условий, режимов среды и факторов, определяющих разнообразие растительности, главными из которых являются количество осадков и тепловой режим. В тексте приведено большое число (58) климадиаграмм из разных географических пунктов, которые должны иллюстрировать данные о температурном и водном режимах. К сожалению, климадиаграммы оформлены несколько небрежно: нет разъяснения методов показа соотношения осадков и температур, при котором выявляются полузасушливый и засушливый периоды; не раскрыто содержание индексов «а», «б» и «в». По существу не проанализированы изменения гидротермических условий в горах, хотя высотно-поясная дифференциация природной среды является основным фактором разнообразия растительности Болгарии (из 150 картируемых единиц только 11 характерны для равнинных территорий). Отчасти этот пробел восполняется краткими данными о природных условиях при описании основных растительных сообществ в различных высотных поясах, которым посвящена бóльшая часть (87 из 135 стр.) текста.

В соответствии с главными подразделениями легенды горную растительность Болгарии автор относит к 6 высотным поясам: 1) безлесному альпийскому; 2) кустарниковому субальпийскому; 3) хвойному лесному; 4) буковому лесному; 5) грабово-дубовому лесному; 6) ксеротермному дубовому. По-видимому, отсутствие необходимого листажа и требование краткости изложения не позволили автору определить критерии выделения высотных поясов и обосновать принятую им довольно дробную дифференциацию горной растительности. Жаль также, что в книге не дан хотя бы краткий анализ основных колонок поясности, которые должны существенно различаться в разных горных массивах в зависимости от особенностей растительности на пьедесталах гор и ботанико-географического положения гор. Не дал автор и объяснений, по каким критериям он отнес в пояс ксеротермных дубовых лесов лесную растительность, начиная с 0 м над ур. м.

Безлесный альпийский пояс с господством гекистотермных психрофитных и криофитных растительных сообществ автор выделил фрагментарно только на наиболее высоких (выше 2300—2500 м над ур. м.) вершинах отдельных горных массивов (Рила, Пирин и отчасти Старая Планина). Состав распространенных там формаций он связал с петрографическими (химическими) особенностями почвообразующих пород. На силикатных породах распространены сообщества ацидофильных трявяных формаций (Cariceta curvulae, Festuceta riloensis, F. airoides, Seslerieta comosae, Junceta trifidi, Agrostideta rupestri и др.), реже — формации низких кустарников (Saliceta herbaceae, Empetreta nigrae, Vaccinieta uliginosi и др.). На известковых грунтах произрастают сообщества кальцефитных травяных формаций (Kobresieta myosuroides, Cariceta kitaibelianae, Seslerieta korabensis и др.), а в отдельных местообитаниях — формации мелких кустарничков (Dryeta octopetalae, Saliceta reticulatae и др.). Подобное расчленение альпийской растительности на ацидофитные и кальцефитные типы проведено в соответствии с традициями западноевропейских экологов.

Растительность лежащего ниже альпийского (на высотах 1700—2500 м над ур. м. в разных горных массивах) субальпийского пояса автор определил как микротермную мезофитную и ксеромезофитную кустарниковую. Он приводит краткие, но достаточно информативные данные о составе, структуре и географическом распространении растительных сообществ, господствующих в этом поясе, обращая особое внимание на флористическое своеобразие растительности (редкие растительные сообщества, редкие, эндемичные и реликтовые виды и т. д.). Многие сообщества получают краткую экологическую характеристику.

Наряду с коренной (потенциальной) растительностью, представленной кустарниковыми сообществами (из формаций Pineta mugi, Alneta viridis, Saliceta waldsteinianae, Rhododendreta myrtifolii) и психрофитными травяными формациями (Cariceta acutae, Cariceta echinatae, Cariceta rostratae и др.), автор приводит сведения о производных сообществах, которые возникли под влиянием деятельности человека (выпас, вырубка) и по площади часто превосходят естественную растительность. К производным автор относит кустарниковые сообщества, сформированные *Juniperus sibirica, Chamaecytisus absinthioides,* а также некоторые ацидофитные и кальцефитные травяные ценозы.

Растительность 4 лесных поясов (хвойного, букового, грабово-дубового и ксеротермного дубового) охарактеризована достаточно подробно. Все формации, произрастающие в хвойно-лесном поясе, автор характеризует как микротермные мезофитные и ксеромезофитные. Он подразделил их на 2 ботанико-географических типа: 1) квазибореальную (мезофитную) растительность, к которой он отнес эндемичную балканскую формацию Pineta peucis (и смешанные леса с примесью *Pinus sylvestris*), формации Piceeta abietis (и смешанные леса с примесью *Abies alba, Pinus peuce, P. nigra* и *P. sylvestris, Fagus sylvatica*) и Pineta sylvestris, в том числе широколиственно-сосновые леса (с примесью *Fagus sylvatica* или *Quercus dalechampii*); 2) североприсредиземноморскую (ксеромезофитную), в которую включил единственную реликтовую формацию Pineta heldreichii. Хотя, описывая последнюю, автор отмечает ее переходный характер в связи с распространением в контактной зоне между континентальным и средиземноморским климатом, он подробно не раскрывает особенности ее флористического состава. Эта формация, имеющая довольно обширный ареал (Балканы, Апеннинский п-ов), бывает представлена сообществами, трактуемыми некоторыми авторами как горные типы в составе не ксеромезофитных, а ксерофитных хвойных лесов. Характеризует автор и вторичную растительность на месте сообществ этих 2 ботанико-географических типов хвойнолесной растительности: формации Populeta tremulae, Betuleta pendulae, Alneta incanae и продвигающиеся на место уничтоженных лесов формации субальпийских кустарников Junipereta sibiricae, Junipereta pygmaea, Chamaecytiseta absinthioides и др.

Очень большая информация содержится в следующих разделах, где описана микротермная мезофитная растительность пояса буковых лесов (Fagetum sylvaticae), а особенно растительность грабово-дубового (с 44 номерами легенды) и ксеротермного дубового (с 50 номерами легенды) поясов. Мезофитную и ксеромезофитную микротермную растительность грабово-дубового пояса автор подразделяет на 2 ботанико-географических типа — североприсредиземноморский и евксинский, рассматривая последний тип, представленный сообществами формаций Fageta orientalis и Querceta polycarpae, как реликтовый. К сожалению, автор не дает ботанико-географической трактовки растительности ксеротермного дубового пояса, наиболее разнообразного по составу господствующих коренных формаций и вторичных производных сообществ, возникших под влиянием длительного освоения этого пояса. Не всегда в легенде к карте указывается, на месте каких коренных типов возникает та или иная вторичная растительность. Отчасти эти сведения можно почерпнуть из следующего крупного раздела, где приводится анализ динамики растительности.

Для каждого высотного пояса автор рассматривает как первичные, так и вторичные сукцессии и приводит обобщенные сукцессионные схемы. В этих схемах учитывается очень большое количество факторов смен. Например, в поясе хвойной растительности отмечается влияние пожаров, ветровалов, вырубки, почвенной эрозии (на склонах разных экспозиций и на разных по механическому составу почвах и т. д.). В некоторых схемах специально уточняется изменение режимов среды (увеличение или уменьшение ксерофитизации и т. д.) или ценотипов-эдификаторов (внедрение дигрессивного эдификатора и т. д.). Судя по схемам, автор является сторонником идеи моноклимакса, так как, например,

всю разнообразную растительность альпийского пояса в процессе динамических смен он приводит к климаксовой формации Nardeta strictae, а в субальпийском — к формации Pineta mugi. Требуют дополнительных объяснений схема сукцессий в грабово-дубовом поясе и позиция автора, давшего название высотному поясу не по коренным формациям (Fageta moesicae и Pineta nigrae), а по вторичным, возникшим под влиянием вырубки (Carpineta betuli и Querceta dalechampii).

Книга завершается довольно развернутым резюме на болгарском, русском и английском языках. Необходимо отметить, что легенда к карте содержит, кроме болгарского, текст на английском языке, что значительно повышает ее ценность и расширяет возможности использования.

Подводя итоги рецензии, следует еще раз подчеркнуть, что, несмотря на указанные недочеты, карта и книга о растительности Болгарии, несомненно, являются значительным вкладом в ботанико-географическую и картографическую литературу. Подробная, насыщенная разнообразными флористическими и фитоценотическими данными карта будет долгие годы служить источником ценной информации для уточнения географических закономерностей растительности европейского субконтинента, ботанико-географического районирования, ареалов многих формаций (в том числе редких, реликтовых), для оценки состояния растительного покрова интереснейшего с флористической точки зрения региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Народна република България. София: ГУГК, 1973. 168 л. карт + текст.

З. В. Карамышева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 2 VII 1992

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5(07)

© Бот. журн., 1993 г., т. 78, № 4

Т. К. Горышина, И. С. Антонова, Ю. И. Самойлов. Практикум по экологии растений: Учебное пособие. — СПб.: Изд-во СПбГУ, 1992. 140 с.; илл. Т. 1444 экз.

L. A. KIRIKOVA. *T. K. GORYSHINA, I. S. ANTONOVA, Yu. I. SAMOILOV.* THE PRACTICAL WORK OF PLANT ECOLOGY. 1992

Новое учебное пособие написано коллективом авторов, имеющих многолетний опыт преподавания курса экологии растений на кафедре геоботаники и экологии СПбГУ. Лекционный курс экологии растений со времен А. П. Шенникова традиционно сопровождался практическими занятиями, где на анатомических препаратах и гербарных экземплярах студенты знакомились с адаптивными особенностями строения растений разных экологических типов.

При беглом просмотре может показаться, что пособие построено по обычной схеме аутэкологических учебников. В нем последовательно рассматриваются морфолого-анатомические адаптации растений к основным экологическим факторам — свету, воде, некоторым свойствам почвы (механическому составу, засолению), свойствам аэротопа (ветру).

Однако первое впечатление быстро рассеивается. Авторы, используя результаты собственных исследований, смогли дать представление о взаимодействии факторов и адаптациях растений к их комплексу. Наглядно показано, что приспособление к определенным условиям может затрагивать разные уровни организации видов — морфологический и(или) анатомический. Подбор иллюстраций позволил продемонстрировать, что в различных систематических группах

возникают сходные анатомические и морфологические черты строения, обеспечивающие существование в одинаковом диапазоне какого-либо фактора.

Другой важной особенностью рецензируемого пособия является включение в тему «Влияние биотических факторов» раздела, посвященного растениям-эпифитам. Эпифиты, широко распространенные в тропиках, практически отсутствуют в умеренных широтах и потому попадают в поле зрения студентов только на курсе ботанической географии. Рассмотрение многообразия приспособлений к эпифитному образу жизни заполняет этот пробел и расширяет представления о возможностях экологических адаптаций. Для обеспечения этой темы демонстрационным материалом могут быть использованы коллекции ботанических садов, имеющихся при многих университетах.

Нельзя обойти вниманием раздел «Изучение экологии растительных сообществ (метод экологических шкал)». Введение синэкологической темы в программу экологического практикума для студентов-геоботаников логически оправдано. Здесь показана возможность оценить экологические особенности растений (синэкологический диапазон и оптимум) на основе их положения на градиенте фактора. Наряду с удачной методической разработкой темы раздел включает в себя справочный материал: сведенные в таблицу характеристики основных (более 20) экологических шкал, а также их библиографические данные.

«Практикум» богато иллюстрирован, причем из 68 рисунков (абсолютное большинство которых содержит несколько отдельных изображений) не менее 45 оригинальных. Качество рисунков и их информативность весьма высоки. Единственную претензию можно предъявить к компоновке некоторых рисунков и расположению подписей к ним, но это компетенция художественного редактора.

В целом же издательство С.-Петербургского университета выпустило хорошую книгу, которая будет полезна и преподавателям экологии, и студентам-биологам.[1]

Л. А. Кирикова

Биологический институт
С.-Петербургского университета

Получено 2 X 1992

[1] Заказы на «Практикум по экологии растений» можно направлять по адресу: 199034, С.-Петербург, Университетская наб., 7/9. С.-Петербургский университет, кафедра геоботаники. Цена 10 р.

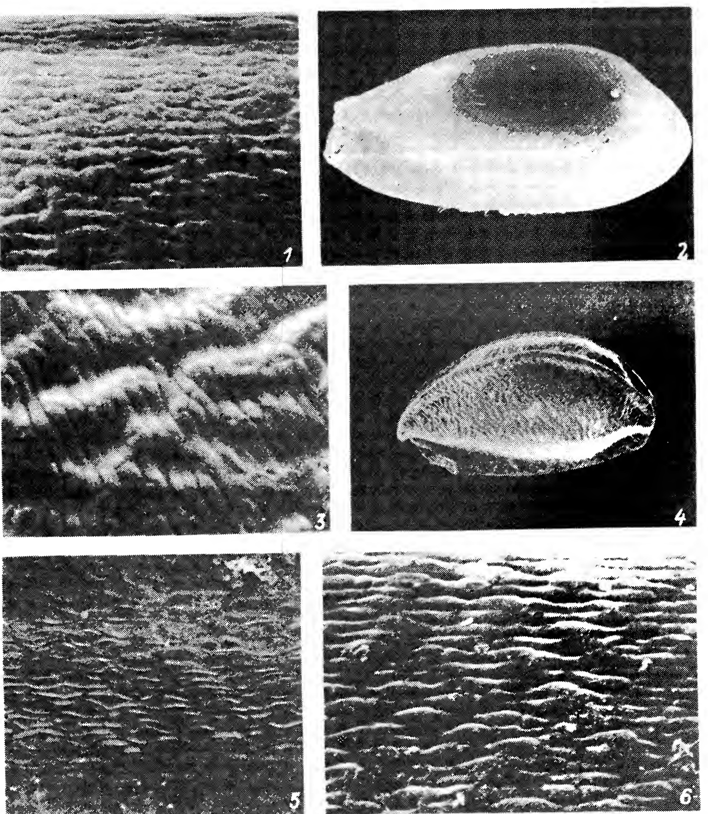
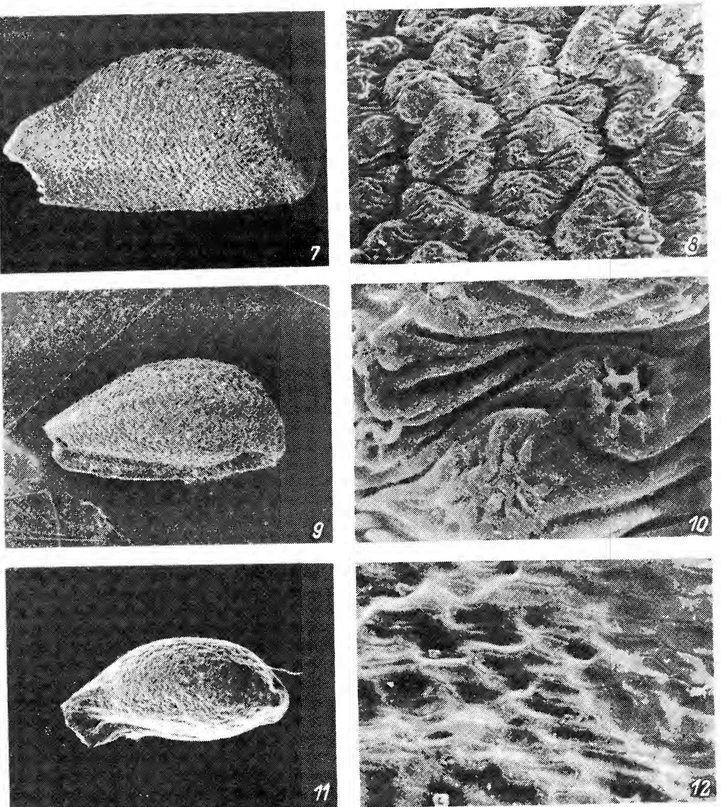


Таблица. Семена представителей рода *Aquilegia*.

1 — поверхность семенной кожуры *A. vulgaris*, ×480; *2* — семя *A. vulgaris*, ×40; *3* — поверхность семенной кожуры *A. gegica*, ×480; *4* — семя *A. gegica*, ×40; *5* — поверхность семенной кожуры *A. lactiflora*, ×480; *6* — поверхность семенной кожуры *A. amurensis*, ×480;



7 — семя *A. tuvinica*, ×40; *8* — поверхность семенной кожуры *A. atropurpurea*, ×480; *9* — семя *A. atropurpurea*, ×40; *10* — поверхность семенной кожуры *A. atropurpurea*, ×2000; *11* — семя *A. darwasi*, ×40; *12* — поверхность семенной кожуры *A. darwasi*, ×480.

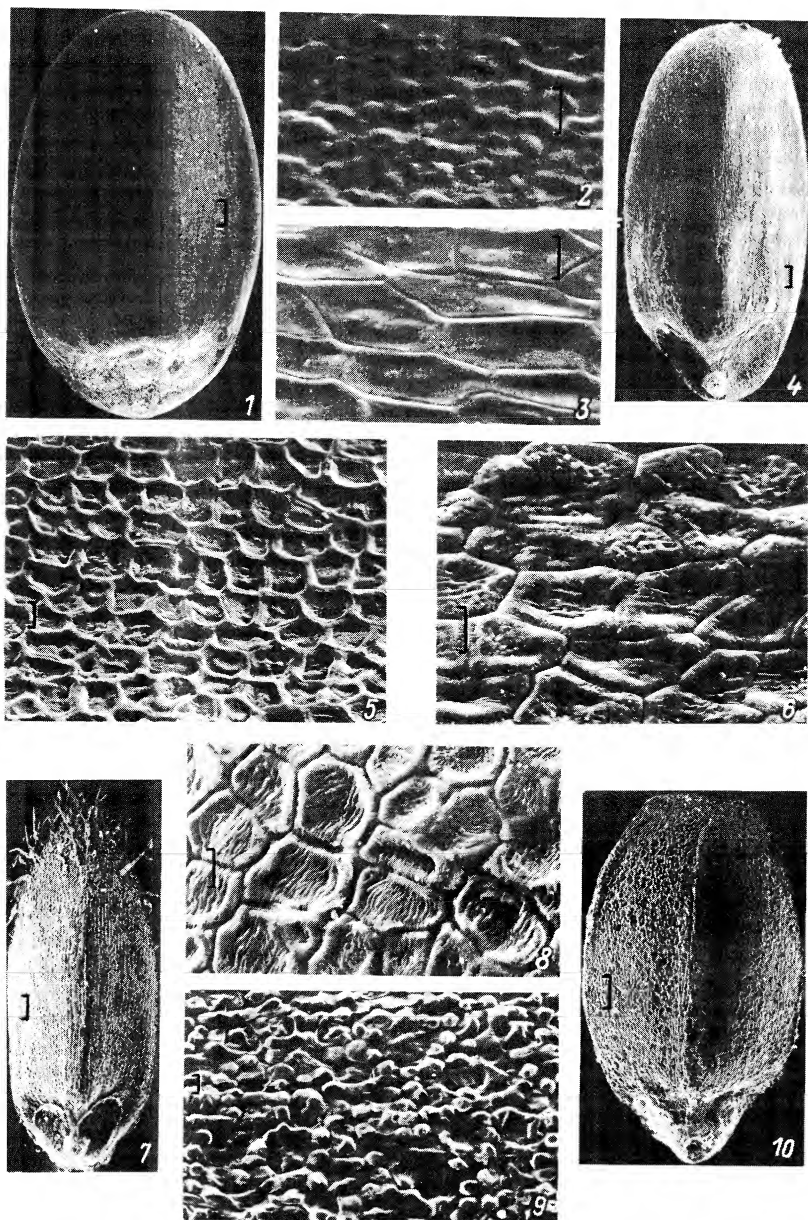


Таблица I. Эремы видов рода *Nepeta*.

1 — *N. linearis*; *2* — *N. daenensis*; *3* — *N. subincisa*; *4* — *N. cephalotes*; *5* — *N. sibirica*; *6* — *N. glutinosa*; *7* — *N. leucolaen* *8* — *N. formosa*; *9*, *10* — *N. fordii*. *1*, *4*, *7*, *10* — общий вид; *2*, *3*, *5*, *6*, *8*, *9* — поверхность эремов. *2* — неясноскуль турированная в средней части эрема, *3* — сетчатая в апикальной части эрема, *5*, *8* — сетчато-ячеистая, *6* — сетчатая *9* — четковидная. Масштабная линейка: *1*, *4*, *7*, *10* — 100; *2*, *3*, *5*, *6*, *8*, *9* — 10 мкм.

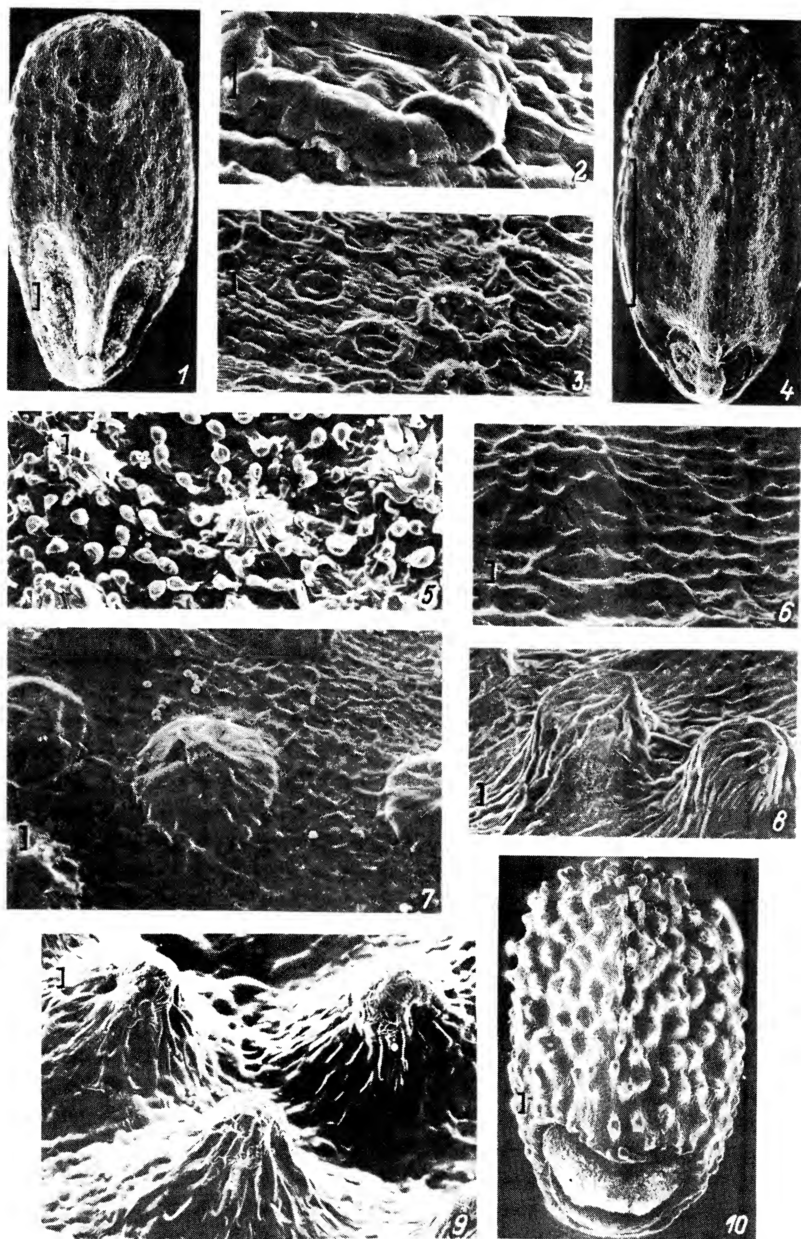


Таблица II. Эремы видов рода *Nepeta*.

1 — *N. glomerulosa*; *2* — *N. amicorum*; *3* — *N. subhastata*; *4* — *N. trichocalyx*; *5* — *N. suavis*; *6* — *N. involucrata*; *7* — *N. wettsteinii*; *8* — *N. stachyoides*; *9, 10* — *N. trachonitica*. *1, 4, 10* — общий вид; *2, 3, 5—9* — поверхность эремов: *2, 3* — бородавчатая, *5* — бугорчато-папиллозная, *6* — бугорчато-ячеистая, *7* — бугорчатая, *8, 9* — шиповатая. Масштабная линейка: *1, 10* — 100; *2, 3, 5—9* — 10; *4* — 1000 мкм.

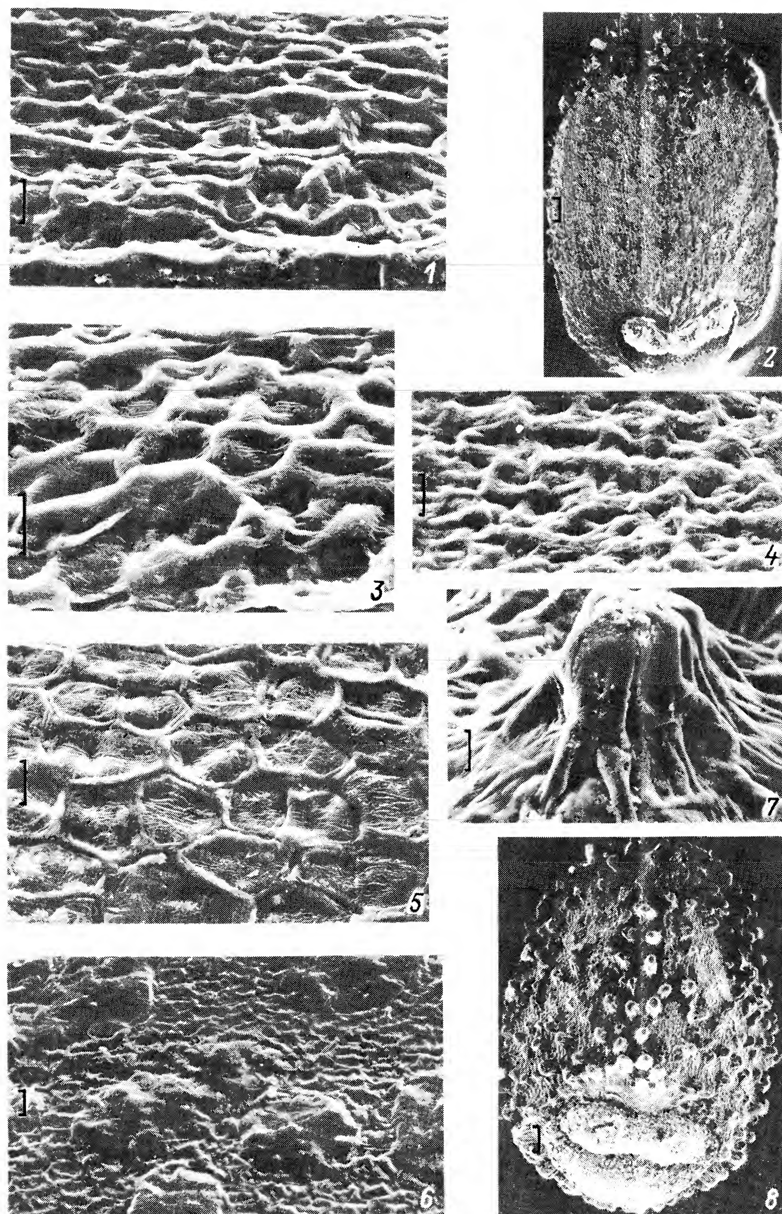


Таблица III. Эремы видов рода *Nepeta*.

1 — *N. floccosa*; *2* — *N. latifolia*; *3* — *N. olgae*; *4* — *N. lasiocephala*; *5* — *N. cataria*; *6* — *N. korshinskyi*; *7* — *N. stenantha*; *8* — *N. persica*. *2, 8* — общий вид; *1, 3—7* — поверхность эремов: *1, 4* — складчато-ямчатая, *3, 5* — сетчатая, *6* — бородавчатая, *7* — шиповатая. Масштабная линейка: *1, 3—7* — 10; *2, 8* — 1000 мкм.

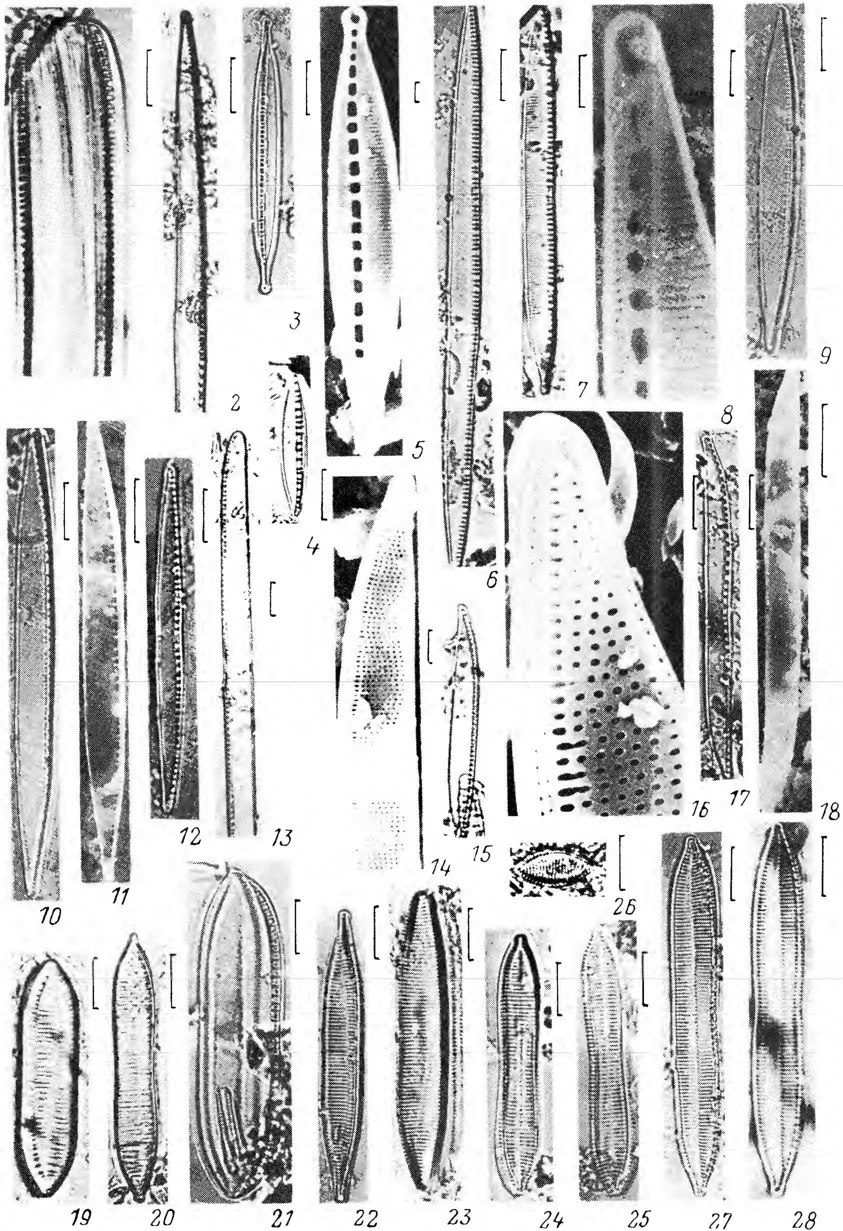


Таблица I.

1 — *Nitzschia sigmoidea*, часть панциря со стороны пояска; *2* — *N. vermicularis*, часть створки; *3—5* — *N. dissipata*: *3, 4* — разные створки, *5* — створка с наружной поверхности; *6, 7* — *N. heufleriana*, различные створки; *8—11* — *N. recta*: *8* — конец створки с внутренней поверхности, *9, 10* — различные створки, *11* — створка с внутренней поверхности; *12, 15* — *N. filiformis*, различные створки; *13* — *N. obtusa*, створка; *14, 16—18* — *N. scalpelliformis*: *14* — 1/2 часть створки с наружной поверхности, *16* — конец створки с наружной поверхности, *17* — створка, *18* — створка с наружной поверхности; *19* — *N. levidensis*, створка; *20* — *N. calida*, створка; *21* — *N. littoralis*, створка; *22, 23* — *N. angustata*, различные створки; *24, 25* — *N. constricta*, различные створки; *26* — *N. compressa* var. *balatonis*, створка; *27, 28* — *N. hungarica*, различные створки. *1—4, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 15, 17, 19—28* — СМ; *5, 8, 11, 14; 16, 18* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—4, 6, 7, 9—13, 15, 17—28* — 10; *5, 8, 14, 16* — 1 мкм.

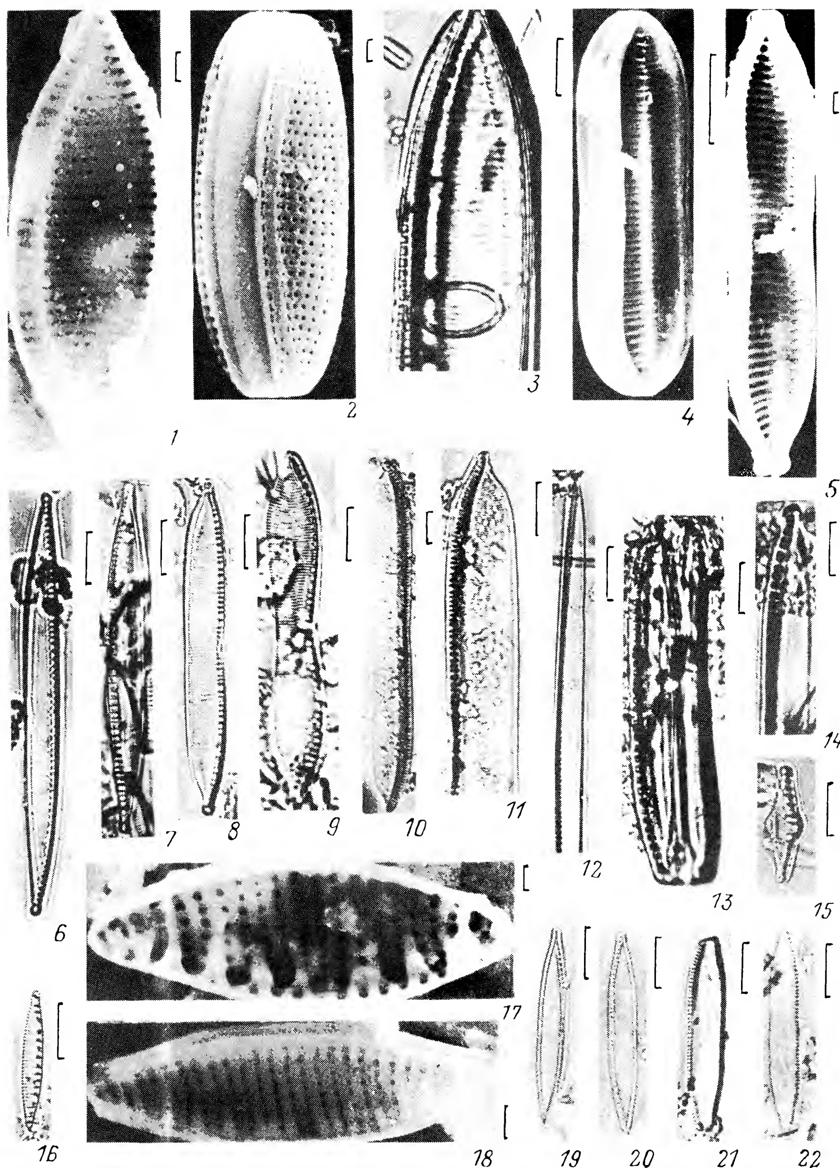


Таблица II.

1, 2 — *Nitzschia compressa* var. *balatonis*: *1* — створка с наружной поверхности, *2* — панцирь; *3* — *N. tryblionella*, 1/2 часть створки; *4* — *N. levidensis*, панцирь; *5* — *N. constricta*, панцирь; *6, 7* — *N. sigma*, разные створки; *8* — *N. commutata*, створка; *9* — *N. commutatoides*, створка; *10, 11* — *N. dubia*: *10* — створка, *11* — 1/2 часть створки; *12* — *N. linearis*, 1/2 часть створки; *13, 14* — *N. vitraea*: *13* — створка, *14* — 1/2 часть створки; *15* — *N. sinuata* var. *tabellaria*, створка; *16—18* — *N. amphibia*: *16* — створка, *17* — створка с внутренней поверхности, *18* — панцирь; *19, 20* — *N. capitellata*, различные створки; *21, 22* — *N. communis*, различные створки. *1, 2, 4, 5, 17, 18* — СЭМ; *3, 6—16, 19—22* — СМ. Масштабная линейка: *1, 2, 5, 17, 18* — 1; *3, 4, 6—16, 19—22* — 10 мкм.

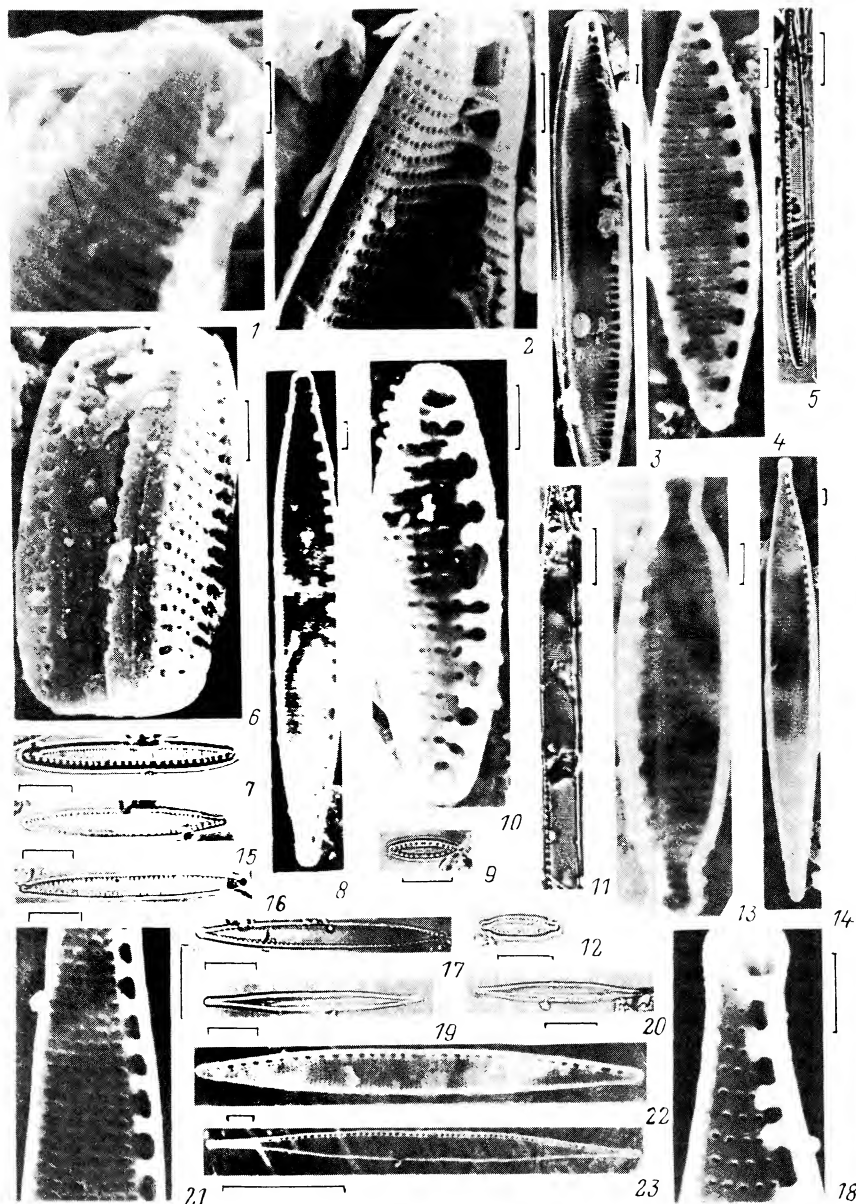


Таблица III.

1—3 — *Nitzschia comminis*: *1* — конец створки с наружной поверхности, *2* — конец створки с внутренней поверхности; *4, 5, 7, 8* — *N. frustulum*: *4, 8* — створки с внутренней поверхности, *5, 7* — различные створки; *6, 9, 10* — *N. frustulum* var. *inconspicua*: *6* — панцирь, *9* — створка, *10* — створка с внутренней поверхности; *11* — *N. intermedia*, 1/2 часть створки; *12, 13* — *N. microcephala*: *12* — створка, *13* — створка с внутренней поверхности; *14—18* — *N. palea*: *14* — створка с внутренней поверхности, *15—17* — различные створки, *18* — конец створки с внутренней поверхности; *19—23* — *N. paleacea*: *19, 20* — разные створки, *21* — часть створки с внутренней поверхности, *22, 23* — различные створки с внутренней поверхности. *1—4, 6, 8, 10, 13, 14, 18, 21—23* — СЭМ; *5, 7, 11, 15—17, 19, 20* — СМ. Масштабная линейка: *1—4, 6, 8, 10, 13, 14, 18, 21, 22* — *1*; *5, 7, 11, 15—17, 19, 20, 23* — 10 мкм.

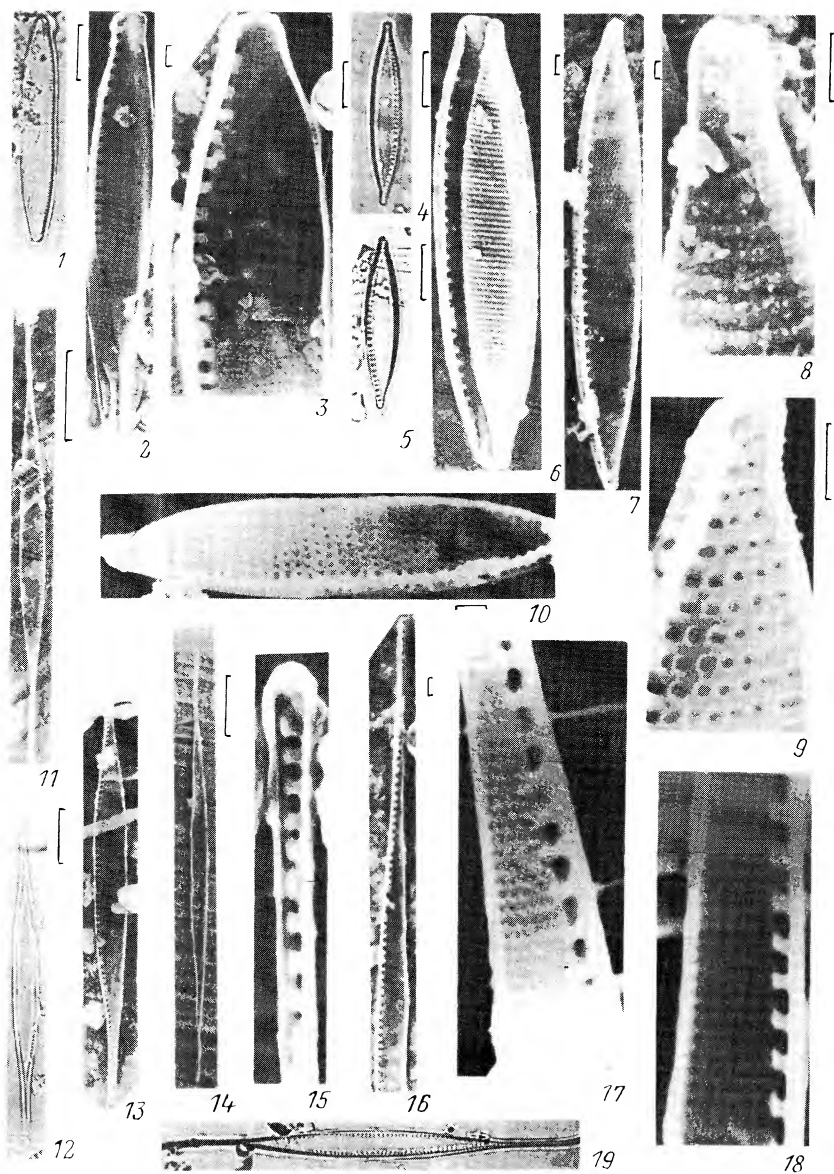


Таблица IV.

1—3 — *Nitzschia perspicua*: *1* — створка, *2* — створка с внутренней поверхности, *3* — 1/2 часть створки с внутренней поверхности; *4—10* — *N. solita*: *4, 5* — различные створки, *6* — створка с наружной поверхности, *7, 10* — различные створки с внутренней поверхности, *8* — конец створки с наружной поверхности, *9* — конец створки с внутренней поверхности; *11, 12* — *N. acicularis*: *11* — створка с внутренней поверхности, *12* — створка; *13* — *N. draveillensis*, створка с внутренней поверхности; *14—18* — *N. graciliformis*: *14* — створка с внутренней поверхности, *15, 17, 18* — фрагменты створки с внутренней поверхности, *16* — 1/2 часть створки с внутренней поверхности; *19* — *N. reversa*, створка. *1, 4, 5, 12, 19* — СМ; *2, 3, 6—11, 13—18* — СЭМ. Масштабная линейка: *1, 4, 5, 11—14, 16, 19* — 10; *2, 3, 6—10, 15, 17, 18* — 1 мкм.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1993. Т. 78. № 4.